ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9(4)

© Л. И. Малышев

ФЕНЕТИКА В СЕКЦИИ *VERTICILLARES* РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

L. I. MALYSHEV. PHENETICS IN THE SECTION *VERTICILLARES* OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330—19—86
E-mail: 'Malyshev'<root@botgard.nsk.su>

Поступила 27.05.2005
Окончательный вариант получен 03.11.2006

Секция *Verticillares* (DC.) M. Pop., более известная как *Baicalia* Steller ex Bunge, свойственна в основном горам Северной и Центральной Азии с высокой континентальностью климата. Кластерный анализ евклидовых расстояний по методу Уорда (Ward) оценил фенетическое различие между 17 подсекциями по 32 морфологическим признакам и отдельно между 50 видами по 54 признакам. Минимальное расстояние между некоторыми подсекциями (25 и 29 %) косвенно указывает на соответствие таксономическому рангу ряда (series). По видовому составу некоторые подсекции являются анклавами в других подсекциях. В этих случаях филогения в виде щетки или дерева осложнена параллельной и сетчатой эволюцией вследствие мутаций и гибридизации. Возможна идентичность *Oxytropis racemosa* Turcz. и *O. gracillima* Bunge, *O. inaria* (Pall.) DC. и *O. turczaninovii* Jurtz., *O. chionobia* Bunge и *O. oxyphylloides* M. Pop.

Ключевые слова: кластерный анализ, остролодка, *Oxytropis*, секция *Verticillares*, подсекции, фенетика, филогения.

Высокое биологическое разнообразие остролодок (род *Oxytropis* DC. из сем. *Fabaceae*) привело в ряде случаев к противоречивым суждениям о филогении и номенклатуре.[1] Поэтому желательна ревизия исходных данных на основе кластерного анализа, который мы начинаем с видов секции *Verticillares* (DC.) M. Pop. Предполагается, что род остролодок зародился в горах Южной Сибири в конце миоцена и начале плиоцена на основе макромутанта от одного из древних видов астрагала из подрода *Phaca* (L.) Bunge с центрами автохтонного развития на Алтае и в Прибайкалье (Положий, 1995, 2003).

Секция *Verticillares* (DC.) M. Pop. относится к подроду *Oxytropis*. Она отличается мутовчатым расположением листочков, также отсутствием пахучих сидячих железок (в отличие от секций *Polyadena* Bunge и *Gloeocephala* Bunge), но может иметь примесь волосков с головками. Ранг секции придал группе *Verticillares* DC. М. Г. Попов (1955, 1957), дав новое название взамен sect. *Baicalia* Steller ex Bunge (Bunge, 1874; nom. conf.). Секция *Baicalia* включала типовой спорный вид *O. baicalia* (Pall.) Pers. (nom. ambig.), перемещенный позднейшими исследователями в секцию *Orobia* Bunge, вместе с *O. sylvatica* (Pall.) DC. (Юрцев, 1964а; Положий, 1994, и др.). Взамен *O. baicalia* был заново описан *O. ircutensis* M. Pop. (Попов, 1955) из секции *Orobia* (галечник р. Иркут около с. Введенское). Типовым же видом секции *Verticillares* является *O. oxyphylla* (Pall.) DC. (syn. *O. verticillaris* (Pall.) Ledeb.), и исследователи иногда принимали за *O. baicalia* белоцветковую форму *O. oxyphylla*.

---

[1] Род *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*) нужно называть *остролодка* (Федченко, 1937; Попов, 1957). Название *остролодочник* (Шишкин, 1948) не соответствует латинскому обозначению, так как подразумевает острого лодочника в венчике цветка, а не лодочку с острием.

Противоречивость в выделении секции *Baicalia* вызвана тем, что вначале ботаники не употребляли термин «sectio», поэтому О. П. Декандоль (Candolle, 1825, p. 279) называл *Verticillares* (без уточнения словом «секция») группу видов мутовчатых остролодок в промежуточном ранге между родом и видом. Соответственно этому К. Ф. Ледебур обозначил ее как «*§ 1: Foliolis subverticillaris aut subverticillris*» (Ledebour, 1842 : 578—583). С. К. Черепанов (1973 : 269) считал Попова автором номенклатурной комбинации: sect. *Verticillares* (DC.) M. Pop. Сам Попов (1955 : 30) писал: «Ради исторической справедливости следует восстановить палласово и декандолевское наименование секции, произвольно измененное Бунге».

И. Т. Васильченко (1965) считал секцию *Verticillares* (= *Baicalia*) дериватной от других остролодок. Она содержит около 50 видов растений. А. Бунге (Bunge, 1874) различал в ней лишь 20 видов. Позднее были указаны для разных регионов: СССР — 20 видов (Шишкин, 1948); Сибирь — 23 (Положий, 1994); Дальний Восток России — 7 (Павлова, 1989); Казахстан — 11 (Бейтенов, 1961); Монголия — 25 (Улзийхутаг, 2003); Центральная Азия (без бореальной полосы северной Монголии) — 26 видов (Грубов, 1998). Большинство видов этой секции обитает в горах с континентальным климатом — в Южной Сибири, Монголии и Центральной Азии, также на востоке Ирано-Туранской флористической области и в Маньчжурии, зато мало видов в арктической и гипоарктической полосе Азии, на Дальнем Востоке и в Северной Америке; совсем нет в Европе.

Для регионов повышенного разнообразия видов в этой секции свойственна мозаичность условий обитания в зависимости от высотной поясности, крутизны и экспозиции склонов, соответственно от неодинаковой влажности климата и неоднородности теплового режима. Сказываются также различия в составе коренных горных пород и неодинаковая их трансформация от выветривания и эрозии. Вызванная всем этим пестрота условий обитания приводит к соседству разных по экологии видов, что способствует их гибридизации и мутациям с сохранением новообразований в узких экологических нишах. Кроме того, высокое таксономическое богатство стимулирует дальнейшее видообразование (и эндемизм), что было показано недавно для растений и членистоногих на Канарских и Гавайских островах вулканического происхождения (Emerson, Kolm, 2005).

Некоторые виды, описанные как самостоятельные, в действительности могут быть лишь гибридами (не видами гибридного происхождения) или же представлять внутривидовую дифференциацию как формы, разновидности и подвиды (географические расы). Недостаточная прежняя изученность флоры некоторых регионов привела к необоснованному выделению предположительно новых для науки видов. Так, оказались неподтвержденными поздними исследованиями описанные еще в первой половине XIX в. *O. dubia* Turcz. из Забайкалья и *O. subverticillaris* Ledeb. из Прибалхашья в Казахстане. Они были лишь мутантами или гибридами и никем из ботаников в природной обстановке потом не наблюдались. Показательно, что первый «вид» был в прологе назван «сомнительным» (*dubia*) самим автором (Turczaninow, 1842). Оба таксона исключены из более поздних флористических сводок (Филимонова, 1983; Положий, 1994).

Некоторые виды из секции *Verticillares* близки к представителям секции *Orobia*, реже к видам из секций *Xerobia* Bunge и *Polyadena*. В результате высказано предположение, что *O. dubia* — это, вероятно, гибрид *O. oxyphylla* (Pall.) DC. от смешения с *O. uralensis* (L.) DC. или *O. sylvatica* из секции *Orobia* (Попов, 1957, с. 347). Возможно также, что это результат смешения *O. turczaninovii* Jurtz. из секции *Verticillares* и *O. strobilacea* Bunge из секции *Orobia*, тогда как *O. bargusinensis* Peschkova из секции *Verticillares* возник от смешения *O. turczaninovii* (секция *Verticillares*) и *O. sylvatica* (секция *Orobia*), зато *O. tompudae* M. Pop. (секция *Verticillares*) тоже близка к *O. sylvatica* (секция *Orobia*), а *O. oxyphylla* (секция *Verticillares*) гибридизирует с *O. leptophylla* (Pall.) DC. из секции *Xerobia* Bunge и с *O. baicalia* (или *O. ircutensis* M. Pop.) из секции *Orobia* (Пешкова, 1979). Предполагалось и родство монотопного на Камчатке *O. protopopovii* Kom. (секция *Verticillares*) с *O. inaria* (Pall.) DC. (тоже секция *Verticillares*) и одновременно с *O. sylvatica* из секции *Orobia* (Komarov, 1914). Вид *O. interposita* Sipl. является промежуточным между секциями *Verticillares* и *Polyadena* Bunge (Сипливинский, 1966), к тому же он найден лишь однажды у подножия Баргузинского хр. и является, вероятно, мутантом.

Наряду с гибридизацией между видами разных секций еще чаще некоторые виды скрещиваются внутри самой секции. В результате могли возникнуть расы (подвиды), разновидности и экологические формы. Описание их как особых видов было изначально сомнительным, если отсутствовал серийный материал для суждения об ареале и экологической амплитуде. Внутри секции *O. oxyphylla* легко гибридизирует с *O. lanata* (Pall.) DC., тогда как *O. prostrata* (Pall.) DC. — вероятно, гибрид между ними, потерявший опушение на бобах, а *O. stukovii* Palib. — это жорданон (или подвид) от *O. prostrata* (Pall.) DC., и он и является промежуточным между *O. prostrata* и *O. mongolica* Kom., тогда как *O. selengensis* Bunge — это форма от *O. oxyphylla* (Pall.) DC., сочетающая морфологические признаки обоих видов (Попов, 1957; Пешкова, 1979; Положий, 1994).

Многие виды из Центральной Азии и бореальной полосы Монголии отнесены к синонимам. Это вызвано тем, что местная флора долгое время была малоизученной, и теперь стало очевидным, что описание некоторых «новых» таксонов исходило из анализа недостаточного гербарного материала. В частности, выявлено тождество: *O. oxyphylla* (Pall.) DC. и *O. arenaria* Jurtz.; *O. przewalskii* Kom. и *O. bogdoschanica* Jurtz.; *O. hailarensis* Kitag. var. *chankaensis* (Jurtz.) Kitag. и *O. chankaensis* Jurtz.; *O. gracillima* Bunge и *O. minutiflora* Jurtz.; *O. lanuginosa* Kom. и *O. pseudolanuginosa* Jurtz. (Грубов, 1998; Улзийхутаг, 2003). В других регионах обнаружена идентичность *O. norinii* Yu. Kozhevn. с ранее описанным *O. putoranica* M. Ivanova (Юрцев, 1986), тогда как *O. semiglobosa* Jurtz. был перенесен из секции *Verticillares* (= *Baicalia*) в секцию *Orobia* в качестве подвида *O. ajanensis* (Regel et Til.) Bunge subsp. *semiglobosa* (Jurtz.) N. S. Pavlova (Павлова, 1989 : 269).

Приведенные данные свидетельствуют о трудностях в классификации и филогении остролодок рассматриваемой секции. Для устранения субъективизма в логических суждениях желательно применить кластерный анализ по методу Уорда (Ward) на основе учета качественных диагностических признаков морфологии растений. Полученные дендрограммы (кладограммы) оценивают по евклидовым расстояниям в процентах [(Dlink/Dmax) · 100] различия между таксономическими выделами и их объединениями. Эти фенетические данные выявлены между подсекциями (1) и отдельно между видами (2). Они являются подсказками для познания филогении. Для сравнения: сходные, но различающиеся дендрограммы были получены по расстояниям «City-block (Manhattan)», со связыванием методом Уорда и альтернативным ему методом «дальнего соседа» («Unweighted pair-group average linkage», т. е. не взвешенным парно-групповым средним связыванием). Другие методы анализа оказалиеь менее информативными — это ступенчатый метод «ближнего соседа» и взвешенное парно-групповое среднее связывание.

Фенетические отношения между подсекциями

Секция состоит из 17 подсекций (I—XVII). Из них 16 описал Б. А. Юрцев (1964а, б, 1988): *Oxyphylliformes* Jurtz. (I); *Kaschgaricae* Jurtz (II); *Rhynchophysae* Jurtz. (III); *Bicolores* Jurtz. (IV); *Salinae* Jurtz. (V); *Lanatae* Jurtz. (VI); *Myriophyllae* Jurtz. (VII); *Ramosissimae* Jurtz. (VIII); *Acanthaceae* Jurtz. (IX); *Hirsutae* Jurtz. (X); *Terekenses* Jurtz. (XI); *Oxyphylloides* Jurtz. (XII); *Heterotrichae* Jurtz. (XIII); *Chionobiae* Jurtz. (XIV); *Inaequiseptatae* Jurtz. (XV), *Uniflorae* Jurtz. (XVII). Подсекция *Gobicola* (Bunge) Malysch., ined. (XVI) вначале была обнародована как секция *Gobicola* Bunge, однако сам Бунге (Bunge, 1874 : 160) и позднее В. И. Грубов (1998 : 65) сомневались в ее обособленности от *Verticillares* (или *Baicalia*). Подсекцию *Ramosissimae* Jurtz. Грубов (1998 : 64) повторно выделил под сходным названием *Ramosissima* Grub. (nomen superfl.).

В состав всех подсекций входят 50 видов, включая некоторые сомнительные. Ниже указаны принадлежность видов к подсекциям (I—XVII), годы публикации протологов и некоторые синонимы:

Распределение видов по подсекциям (I—XVII)

I — ***Oxyphylliformes*** Jurtz.
    O. bargusinensis Peschkova, 1979
    O. dubia Turcz., 1842
    O. hailarensis Kitag., 1934 = *O. chankaensis* Jurtz., 1964
    O. lanuginosa Kom., 1914 = *O. pseudolanuginosa* Jurtz., 1964
    O. ochrantha Turcz., 1832
    O. oxyphylla (Pall.) DC., 1802 = *O. arenaria* Jurtz., 1964
    O. pavlovii B. Fedtsch. et Basil., 1929
    O. pumila Fisch. ex DC., 1825
    O. reverdattoi Jurtz., 1964
    O. selengensis Bunge, 1874
    O. tompudae M. Pop., 1957
    O. turczanonovii Jurtz., 1964
    O. viridiflava Kom., 1914
II — ***Kaschgaricae* Jurtz.**
    O. przewalskii Kom., 1914 = *O. bogdoschanica* Jurtz., 1964
III — ***Rhynchophysae* Jurtz.**
    O. inaria (Pall.) DC., 1825
    O. rhynchophyca Schrenk, 1844 = *O. sumneviczii* Kryl. 1932
    O. satpajevii Bajt., 1961
    O. subverticillaris Ledeb., 1831
IV — ***Bicolores* Jurtz.**
    O. bicolor Bunge, 1833
V — ***Salinae* Jurtz.**
    O. interposita Sipl., 1966
    O. lasiopoda Bunge, 1874 = *O. elegans* Kom., 1914
    O. mongolica Kom., 1914
    O. prostrata (Pall.) DC., 1802
    O. stukovii Palib., 1910

VI — *Lanatae* Jurtz.

O. lanata (Pall.) DC., 1802 = *O. sibirica* (L. f.) Druce, 1914

VII — *Myriophyllae* Jurtz.

O. myriophylla (Pall.) DC., 1802 = *O. davidii* Franch., 1884

VIII — *Ramosissimae* Jurtz.

O. ramosissima Kom., 1914

IX — *Acanthaceae* Jurtz. = sect. *Acanthos* Ulzij.

O. acanthaceae Jurtz., 1964

X — *Hirsutae* Jurtz.

O. fetissovii Bunge, 1880 = *O. rigida* M. Pop., 1938

XI — *Terekenses* Jurtz.

O. terekenis B. Fedtsch., 1905

XII — *Oxyphylloides* Jurtz.

O. oxyphylloides M. Pop., 1957

XIII — *Heterotrichae* Jurtz.

O. heterotricha Turcz., 1838

XIV — *Chionobiae* Jurtz.

O. chionobia Bunge, 1874
O. oligantha Bunge, 1874 = *O. politovii* Sumn., 1933
O. pellita Bunge, 1874
O. saurica Saposchn., 1923
O. sutaica Ulzij., 1979

XV — *Inaequiseptatae* Jurtz.

O. bellii (Brit.) Palib., 1910
O. incana Jurtz., 1964
O. karavajevii Jurtz., 1977
O. protopopovii Kom., 1914
O. scheludjakovae Karav. et Jurtz., 1961
O. schmorgunoviae Jurtz., 1978
O. splendens Dougl., 1833
O. sverdrupii Lynge, 1929
O. wrangelii Jurtz., 1972

XVI — *Gobicola* (Bunge) Malysch. ined. = sect. *Gobicola* Bunge

O. gracillima Bunge, 1843 = *O. psammocharis* Hance, 1873, *O. minutiflora* Jurtz., 1964
O. racemosa Turcz., 1832

XVII — *Uniflorae* Jurtz.

O. putoranica M. Ivanova, 1976 = *O. norinii* Ju. Kozhevn., 1981
O. uniflora Jurtz., 1988

Удивляет изобилие подсекций (всего 17) для совокупности из около 50 видов, что выражает высокую филогенетическую дифференциацию. Некоторые подсекции ранее были выделены, но описаны лишь по-русски Б. К. Шишкиным (1948) как таксономические ряды (*series*), включая монотипные (III, VI, VII, X, XI, XIII). При этом монотипность рядов нелогична, поскольку, если по существу понимать термин *ряд*, «никаких монотипных рядов быть не может» (Камелин, 2005 : 21). Более богаты видами подсекции *Oxyphylliformes* (13 видов) и *Inaequiseptatae* (9 видов), также *Salinae* и *Chionobiae* (по 5 видов), а остальные монотипные (II, IV, VI—XIII) или олиготипные. Преобладание одновидовых подсекций также удивляет. Это может быть следствием как преувеличения ранга подсекции в ряде случаев, так и наложения трех направлений филогении: 1) дивергентной эволюции (с образованием викарных видов), 2) параллельной дифференциации (с образованием гомологических рядов) и 3) сетчатой эволюции вследствие гибридизации и мутагенеза. При этом интрогрессивная гибридизация на значительном протяжении ареала приводит к образованию *видов* гибридного происхождения в отличие от случайных узколокальных гибридов и мутантов, которым исследователи иногда необоснованно придают ранг вида.

Н. Улзийхутаг (1979) подсекцию *Acanthaceae* Jurtz. (IX) повысил в ранге до секции, дав ей название *Acanthos* Ulzij., и перенес в подрод *Traganthoxytropis* Vass. по признаку игловидности отмерших листовых черешков. Эта морфологическая двойственность может быть вызвана гибридизацией между секциями *Hystrix* Bunge из подрода *Traganthoxytropis* и *Verticillares* из подрода *Oxytropis* (= *Euoxytropis* Bunge). Сомнительна обоснованность выделения подсекции *Uniflorae* Jurtz. из подсекции *Chionobiae* Jurtz. (Юрцев, 1986), поскольку она отличается лишь переходящими количественными признаками — крайней малоцветковостью соцветий и очень мелкими венчиками.

В данном ниже кластерном анализе для всех подсекций (I—XVII) учтены 32 диагностических признака — по морфологии в альтернативных (не переходных) состояниях. Так, в различии по размеру цветков отмечались положительно лишь крайние состояния: цветки мелкие (до 13 мм дл.) или же крупные (больше 23 мм дл.), но если признаки некоторых подсекций соответствовали 2 альтернативным состояниям, тогда они отмечались положительно в обоих случаях. При отсутствии исходных данных о некоторых признаках оба альтернативных состояния отмечались отрицательно (в монотипных подсекциях *Kaschgaricae* Jurtz. и *Ramosissimae* Jurtz.). При оценке некоторых признаков принималась во внимание также сопряженность *внутри* альтернативных состояний, например: листочки яйцевидные *или* почти округлые — листочки продолговатые *или* ланцетные; чашечка цветка колокольчатая — чашечка трубчатая *или* колокольчато-трубчатая. Такой подход исключает использование количественных признаков.

Диагностические морфологические признаки 17 подсекций остролодок (I—XVII)

1. Опушение с примесью головчатых волосков: IV, XIII, XVI.
2. Опушение без головчатых волосков: I—III, V—XII, XIV, XV, XVII.
3. Растения дернистые или подушковидные: III—VI, VIII—XVII.
4. Растения бесстебельные: I, II, VII.
5. Растения колючие, с одревесневающими острыми листовыми черешками: IX.
6. Растения не колючие: I—VIII, X—XVII.
7. Растения шерстистые, мохнатые или войлочные: IV—VI, IX, XI, XIV—XVII.
8. Растения щетинистые или реснитчатые: I—III, VII, VIII, X, XII, XIII.
9. Прилистники ланцетные: II, VI—VIII, XI—XIII, XV.
10. Прилистники вверху треугольные или закругленные: I, III—V, IX, X, XIV, XVI, XVII.
11. Прилистники, приросшие к черешку: I, III—VII, X—XVII.
12. Прилистники свободные: II, VIII, IX.
13. Прилистники с 1 жилкой: I—IV, VI, IX, XII, XIV—XVII.
14. Прилистники с 3 жилками: V, VII, XIII.
15. Листочки все мутовчатые: I, III, IV, VI, VII, IX, X, XII—XIV, XVI, XVII.
16. Листочки также полумутовчатые или расставленные: II, V, XV.
17. Листочки яйцевидные или почти округлые: II, XIII, XIV.
18. Листочки продолговатые или ланцетные: I, III—XIII, XV—XVII.
19. Цветки мелкие (короче 13 мм дл.): XI, XVI, XVII.
20. Цветки крупные (длиннее 23 мм): II, III, V, IX, X, XII.
21. Чашечка цветка колокольчатая: XVI.

22. Чашечка трубчатая или колокольчато-трубчатая: I—VII, IX—XV, XVII.
23. Носик лодочки короткий (0.5—1.5 мм): I, IX, XI, XIV, XV, XVII.
24. Носик лодочки длинный (больше 1.3—1.5 мм): III—VII, X, XII, XVI.
25. Боб твердый или твердоватый: IV—VIII, X, XII, XIV, XV, XVII.
26. Боб перепончатый или жестко-перепончатый: I—III, IX, XIII, XVI.
27. Боб яйцевидный: I—III, V, VI, VIII, XI, XIII, XV, XVI.
28. Боб продолговатый, горбатый или серповидный: IV, VII, IX, X, XII—XIV, XVII.
29. Боб одногнездный: I—III, VIII, XVI.
30. Боб полудвугнездный: IV—VII, IX—XV, XVII.
31. Боб щетинистый или почти голый: I, II, V, VII—X, XII, XIII.
32. Боб мохнатый или шерстистый: III, IV, VI, XI, XIV—XVII.

Полученная дендрограмма подтвердила в основном правомочность принятого деления на подсекции, но также показала нецелесообразность некоторых выделов (рис. 1). Можно условно различить 7 ветвей (или кластеров) с евклидовыми расстояниями (различиями) больше 55 %. Очевидно, что подсекция *Gobicola* (ined.) близко родственна подсекциями *Oxyphylliformes* Jurtz. и *Rhynchophysae* Jurtz. (различие 50 %) и заслуживает ранга подсекции в составе секции **Verticillares (DC.) M. Pop. subsect. Gobicola (Bunge) Malysch. comb. et stat. nov.** — sect. *Gobicola* Bunge (1874, Mém. Acad. Sci. Pétersb., sér. 7, 22, 1 : 160). Эту подсекцию образуют *O. gracillima* Bunge (тип!) и *O. racemosa* Turcz., которые распространены в Монголии, Северном и Северо-Западном Китае, обитают в сухих каменистых и полупустынных песчаных степях.

Подсекция *Acanthaceae* Jurtz. сходна с подсекциями *Bicolores* Jurtz., *Chionobiae* Jurtz., *Lanatae* Jurtz. и *Uniflorae* Jurtz. (различие до 59 %), поэтому не заслуживает выделения в отдельную секцию *Acanthos* Ulzij. (Улзийхутаг, 1979).

Подсекции *Hirsutae* Jurtz. и *Oxyphylloides* Jurtz. оказались весьма сходными (различие 25 %) и могут быть объединены: Subsect. Hirsutae Jurtz. (Юрцев, 1964а, Но-

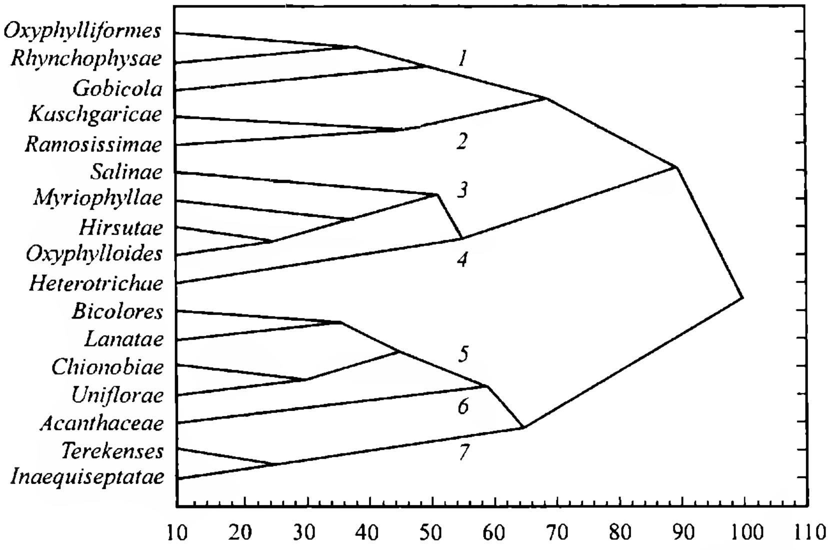


Рис. 1. Дендрограмма различия между подсекциями I—XVII в секции *Verticillares* (DC.) M. Pop. по 32 морфологическим признакам со связыванием методом Уорда евклидовых расстояний (в процентах).

вости сист. высших раст.: 200), emend. Malysch. hoc loco, incl. subsect. *Oxyphylloides* Jurtz. l. c. (с. 200). Подсекцию образуют *O. fetissovii* Bunge (тип!) и *O. oxyphylloides* M. Pop., обитающие соответственно на Джунгарском Алатау и хр. Байкальском.

Подсекции *Inaequiseptataei* Jurtz. и *Terekenses* Jurtz. также близко сходны (различие 25 %) и могут быть объединены. Subsect. Inaequiseptatae Jurtz. l. c. (с. 202), emend. Malysch. hoc loco, incl. subsect. *Terekenses* Jurtz. l. c. (с. 200). Объединенная подсекция включает виды: *O. bellii* (Britt.) Palib., *O. incana* Jurtz., *O. protopopovii* Kom., *O. splendens* Dougl. ex G. Don (тип!), *O. scheludjakoviae* Karav. et Jurtz. и *O. sverdrupii* Lynge, также *O. terekensis* B. Fedtsch. Они распространены в северо-восточной Азии и Северной Америке, а также в Северном и Западном Тянь-Шане. Они обитают в гипарктических горно-степных сообществах, щебнистых горных тундрах и на галечниках, а на юго-западе общего ареала — на каменистых горных склонах в полосе арчевников (*O. terekensis*).

С подсекцией *Chionobiae* Jurtz. близко сходна подсекция *Uniflorae* Jurtz. (различие 29 %). Поэтому ее выделение оказалось недостаточно обоснованным: Subsect. Chionobiae Jurtz. l. c. (с. 201), emend. Malysch. hoc loco, incl. subsect. *Uniflorae* Jurtz. (Юрцев, 1988 : 1653). Подсекция включает два ряда: 1) южные виды с цветками среднего размера (красными или беловатыми): *O. chionobia* Bunge (тип!), *O. oligantha* Bunge (= *O. politovii* Sumn.), *O. pellita* Bunge и *O. saurica* Saposhn., обитающие в каменистых и щебнистых высокогорьях (Алтай, Тува, Монголия, хребты Саур и Тарбагатай, гора Кызылрай севернее оз. Балхаш, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань); 2) северные виды с более мелкими красно-фиолетовыми цветками (0.8—1.3 см дл.): *O. putoranica* M. Ivanova и *O. uniflora* Jurtz., обитающие в сухой щебнистой горной тундре, также на делювии карбонатных песчаников (Таймыр, плато Путорана, о-в Врангеля).

Ветви 4 и 6 представляют каждая одну монотипную подсекцию — *Acanthaceae* и *Heterotrichae* соответственно с *O. acanthacea* и *O. heterotricha*. Из них *O. acanthacea* отчасти тяготеет к подроду *Traganthoxytropis* (см. выше). Об *O. heterotricha* Попов (1957 : 348) писал, что это «вид очень своеобразный, с неясным родством». К тому же он гексаплоидный (2n = 48), а химерность его, возможно, связана с обитанием в экстремальных высокогорных условиях.

Секция в целом включает виды с диплоидным, тетраплоидным, гексаплоидным и даже октаплоидным набором хромосом: 2n = 16, 32, 48, 64; в среднем 2n = 30.4 + 17.1 для 20 случаев. Полиплоидия широко представлена в богатой видами подсекции *Inaequiseptatae*, в которой наряду с диплоидными встречаются гексаплоидные и октаплоидные виды (2n = 16, 48, 64), в среднем 2n = 42.0 ± 19.0 для 8 случаев. Это может быть вызвано обитанием в основном на севере ареала, тогда как в также богатой видами подсекции *Oxyphylliformes*, свойственной в основном горно-степным районам Южной Сибири, Монголии, Манчжурии и сопредельных регионов, выявлены только диплоидные и тетраплоидные по хромосомам растения (2n = 16, 32), в среднем 2n = 22.9 ± 8.5 для 7 случаев. Эти данные подтверждают общее представление, что экспансия растений в экстремальные условия, именно в высокогорья и Арктику, стимулировала развитие полиплоидии.

Фенетические отношения между видами

Мы учли 50 видов, включая некоторые сомнительные (см. таблицу). Наряду с протологами и гербарным материалом использованы диагнозы, которые обнародовали: Бунге (Bunge, 1874), Шишкин (1948), Попов (1957), Пешкова (1979), Юрцев

(1986), Положий (1994), Грубов (1998) и Улзийхутаг (2003), а также М. С. Байтенов (1961), З. Н. Филимонова (1983) и Н. С. Павлова (1989); принят во внимание конспект «Бобовые Северной Евразии» (Yakovlev, Sytin, Roskov, 1996). Как основные учтены 54 альтернативных (взаимно исключающих) состояния диагностических признаков. Они сопоставлены попарно, реже в комбинациях по 3 или 4. Слабо альтернативными являются признаки 45—48 относительно длины носика лодочки. У некоторых видов признаки соответствуют обоим альтернативным состояниям, тогда они новторно обозначались положительно (знаком «1»). Для некоторых видов значения тезы и антитезы оказались неясными; соответственно они оценивались в обоих случаях знаком «0». Диагностические признаки не учитывались, если они являются *сопряженными* с другими учитываемыми признаками. Так, образование многих каудексов (столонов) и широкая дернистость растений обычно сопряжены с низкорослостью, и в крайних случаях растения образуют подушки. Этот признак не поддается объективной *качественной* оценке, к тому же на гербарных образцах обычно представлена лишь часть столонов. Глубокие борозды на бобах и обилие семян сопряжены с удлиненной (продолговатой) формой бобов, а клиновидная («треугольная») форма зубцов чашечки — с колокольчатой (не трубчатой) чашечкой. Нередко сопряжены особенности опушения листочков и других частей растения. Не исключено, что для некоторых видов принятая диагностика может быть откорректирована в дальнейшем при учете дополнительных исходных данных. Для сравнения были использованы не только 54, а также 62 и даже 75 диагностических признаков, но это увеличение не оказалось перспективным, так как усилило субъективность в оценке признаков в отдельности.

Диагностические морфологические признаки 50 видов остролодок

1. Растение низкое (до 20 см).
2. Растение высокое (более 20 см).
3. Цветочная стрелка примерно равна листьям.
4. Цветочная стрелка короче листьев.
5. Цветочная стрелка длиннее листьев.
6. Опушение только из простых волосков.
7. Опушение из простых и головчатых волосков.
8. Волоски все белые.
9. Волоски белые и черные.
10. Прилистники в основном свободные.
11. Прилистники высоко приросшие к черешку.
12. Прилистники зеленые ланцетные, на конце шиловидные.
13. Прилистники пленчатые (перепончатые), удлиненно-яйцевидные, вверху закругленные или клиновидные.
14. Прилистники с 1 жилкой.
15. Прилистники с 3 или несколькими простыми или ветвистыми жилками.
16. Листочки короткие (до 10 мм дл.).
17. Листочки длинные (свыше 10 мм).
18. Листочки яйцевидные или эллиптические.
19. Листочки продолговатые, яйцевидно-продолговатые или ланцентные.
20. Листочки мутовчатые.
21. Листочки полумутовчатые (мутовчатые, некоторые парные или одиночные).
22. Листочки щетинистые или оголяющиеся.

23. Листочки шелковистые (прижато волосистые).
24. Листочки войлочные.
25. Мутовки малочисленные (от 2 до 5 или 6).
26. Мутовки многочисленные (6—30).
27. Соцветие плотное головчатое.
28. Соцветие рыхлое зонтиковидное.
29. Соцветие удлиненное (колосовидная кисть).
30. Соцветие малоцветковое (1—7 цветков).
31. Соцветие многоцветковое (8—15 цветков или больше).
32. Прицветники короче чашечки или равные ей.
33. Прицветники длиннее чашечки.
34. Чашечка колокольчатая илн трубчато-колокольчатая.
35. Чашечка трубчатая или колокольчато-трубчатая.
36. Зубцы чашечки короче трубки.
37. Зубцы чашенки длиннее трубки или равны ей.
38. Венчик маленький (до 13 мм дл.).
39. Венчик среднего размера (14—24 мм. дл.).
40. Венчик крупный (25—30 мм дл.).
41. Венчик фиолетовый или розово-фиолетовый.
42. Венчик светлый (кроме лодочки): розовый, беловатый или желтоватый.
43. Флаг вверху округлый.
44. Флаг вверху выемчатый или усеченный суженный.
45. Носик лодочки весьма короткий (0.1—0.5 мм дл.).
46. Носик лодочки короткий (0.6—1.5 мм дл.).
47. Носик лодочки длинный (1.6—2.4 мм дл.).
48. Носик лодочки весьма длинный (2.5—3 мм дл.).
49. Боб 1-гнездный.
50. Боб полу-2-гнездный.
51. Боб твердый (кожистый, плотно перепончатый).
52. Боб перепончатый (пленчатый).
53. Боб яйцевидный, шаровидный или продолговато-яйцевидный.
54. Боб продолговатый или овально-продолговатый.

Дендрограмма оценивает *различие* (расстояние) по диагностике между отдельными видами растений и их объединениями (рис. 2). Можно условно выделить 7 ветвей (от *А* до *Ж*) при различии между ними не менее 60 % евклидовых расстояний. Они аналогичны систематической категории «*группа*» видов или «*агрегат*» в понимании Попова (1950) и других исследователей для неформального объединения, поскольку понятия *grex* или *aggregatus* не приняты Международым кодексом ботанической номенклатуры. Оказалось, что ветви дендрограммы не всецело соответствуют принятому распределению видов между подсекциями.

Богатая видами подсекция *Oxyphylliformes* (I) сосредоточена в группах *В*, *Г* и *Д* (здесь 11 видов из 13). Другая многовидовая подсекция *Inaequiseptatae* (XV) представлена в основном в группах *А* и *Б* (7 видов из 9), соприкасаясь с подсекцией I в группе *В* (различие 87 %). Два вида из *Inaequiseptatae* (XV) образуют анклавы в группах *В* (*O. splendens*) и *Г* (*O. protopopovii*). Выраженная здесь их морфологическая отдаленность совпадает с эколого-географической изоляцией: первый вид обитает в Северной Америке, другой в одном пункте на Камчатке.

Поражает разобщенность на диаграмме всех видов из подсекции *Salinae* (V). Они оказались расположенными порознь в разных группах: *А* — *O. interposita*, *Б* —

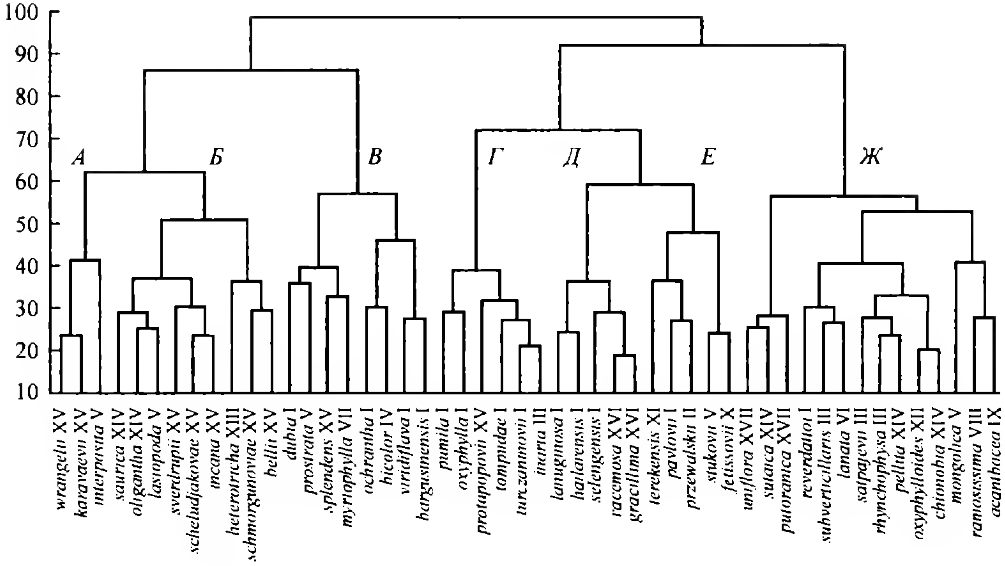


Рис. 2. Дендрограмма различия между 50 видами в подсекциях I—XVII секции *Verticillares* (DC.) M. Pop. по 54 морфологическим признакам со связыванием методом Уорда евклидовых расстояний (в процентах).

O. lasiopoda, *В* — *O. prostrata*, *Е* — *O. stukovii* и *Ж* — *O. mongolica*. Очевидно, что эта подсекция не содержит видов, возникших от единого предка в результате дивергентной эволюции, а состоит из гомологов, которые произошли от разных родителей при освоении засоленных субстратов как экстремальной экологической ниши при усилении в прошлом континентальности климата.

Группа *А* демонстрирует близкое сходство *O. wrangelii* и *O. karavaevii* (различие 23 %) из подсекции *Inaequiseptatae* (XV) при отдаленной близости к ним предположительного мутанта *O. interposita* (различие 42 %) из подсекции *Salinae* (V). Эти виды свойственны соответственно: 1) сухим щебнистым и средне увлажненным тундрам крайнего северо-востока Азии; 2) сухим безлесным склонам у подножия Верхоянского хребта близ р. Лена (68° с. ш.); 3) лесостепному подножию Баргузинского хр. в северном Забайкалье.

В группе *Б* более обособлены сходные между собою (различие 30 %) *O. bellii* и *O. schmorgunoviae* из подсекции *Inaequiseptatae* (XV), обитающие обособленно соответственно в Северной Америке и на остепненных склонах по правобережью р. Колымы. К ним примыкает *O. heterotricha* (37 %) — эндемик северного Забайкалья из монотипной подсекции *Heterotrichae* (XIII), обитающий на осыпях и в щебнистой карбонатной тундре на западе Южно-Муйского хребта. Примечательно тяготение *O. lasiopoda* из сборной подсекции *Salinae* (V) к *O. oligantha* (25 %) и *O. saurica* (29 %) из подсекции *Chionobiae* (XIV). Кроме того, в подсекции *Inaequiseptatae* (XV) проявляют близкое сходство *O. scheludjakovae* из верховий Индигирки и Колымы и *O. incana* из верховий р. Яна в Якутии (различие 23 %). Поэтому возможна идентичность этих видов или лишь расовая обособленность при близком родстве с *O. sverdrupii* из Арктики (различие 31 %).

В группе *В* преобладают виды из подсекции *Oxyphylliformes* (I , здесь 4 вида). Представлены также подсекции IV, V, VII и XV. В названной подсекции I гибридогенный вид *O. bargusinensis* из северного Забайкалья обнаруживает близость не к предполагаемому родителю *O. turczaninovii* (см выше), а к *O. viridiflava* из Монголии (различие 28 %), который тоже приурочен в основном к степным каменистым склонам и галечникам. Отдаленно соединены с ними (различие 46 %) взаимно очень сходные (различие 31 %) *O. bicolor* из монотипной подсекции *Bicolores* (IV) и *O. ochrantha* из *Oxyphylliformes* (I). Прослеживается отдаленная связь *O. myriophylla* (монотипная подсекция *Myriophyllae* — VII) из степных и остепненных склонов в Даурии и сопредельной Монголии с *O. splendens* (подсекция *Inaequiseptatae* — XV) из прерий Северной Америки (различие 34 %). Эта связь наводит на мысль о происхождении обоих видов вследствие гомологической или же дивергентной эволюции при расширении ареала степей в ксеротермическую эпоху плейстоцена. Показательно также тяготение (различие 37 %) вымершего мутанта *O. dubia* к *O. prostrata* из подсекции *Salinae* (V), а не к одному из возможных родительских видов из подсекции *Oxyphylliformes* (I), к которой его относят (см. выше).

Группу *Г* образуют часть видов из *Oxyphylliformes* (I: 4 вида) и 2 анклава: *O. inaria* из *Rhynchophysae* (III) и *O. protopopovii* из *Inaequiseptatae* (XV). Оба этих вида являются, видимо, лишь мутантами. Из них *O. inaria* обнаружен только в 3 пунктах на каменистых степных склонах западной окраины Алтая и мало отличается от *O. turczaninovii* из подсекции *Oxyphylliformes* (различие 22 %), зато этот вид отдален на дендрограмме от остальных 3 видов из своей подсекции *Rhynchophysae* (III), сосредоточенных в группе *Ж*. Это указывает на неправильность отнесения *O. inaria* к подсекции *Rhynchophysae* или же на возможное происхождение вида от гибридизации между подсекциями *Oxyphylliformes* и *Rhynchophysae*. Близкий к нему вид *O. turczaninovii* обитает в каменистых и песчаных луговых степях и на остепненных опушках леса в Байкальской Сибири и сопредельной Монголии. Другой вид в группе *Г* — *O. protopopovii* из подсекции *Inaequiseptatae* (XV) — в действительности тоже тяготеет к подсекции *Oxyphylliformes* (I). Он обнаружен только в одном месте на Камчатке и, видимо, является мутантом нли гибридом от скрещивания секций *Verticillares* и *Orobia* (см. выше).

Группа *Д* объединяет часть видов из подсекции *Oxyphylliformes* (I: *O. hailarensis*, *O. lanuginosa*, *O. selengensis*) и все виды из подсекции *Gobicola* (XVI: *O. gracillima*, *O. racemosa*), которые здесь тесно сопряжены с представителями подсекции *Oxyphylliformes* (различие 30 и 38 %). Поэтому очевидно, что иодсекция *Gobicola* не заслуживает ранга особой сецкции. К тому же оба ее вида весьма сходны между собою (различие 20 %), и *O. gracillima* видимо не является видом, самостоятельным от *O. racemosa*. Также очевидно, что сопряженный с ними вид *O. selengensis* не является локальной формой от *O. oxyphylla*, как полагал Попов (1957 : 346), поскольку оба таксона находятся в разных группах (*Д* и *Г*).

Группу *Е* составляют 5 видов из разных подсекций (I, II, V, X, XI), что демонстрирует параллельную и сетчатую эволюцию. Здесь наиболее самобытна монотипная подсекция *Terekenses* (XI) с видом *O. terekensis* (расстояние 38 %). Он связан со сходными между собою (расстояние 28 %) *O. pavlovii* из *Oxyphylliformes* (I) и *O. przewalskii* из подсекции *Kaschgaricae* (II). Еще более тесно связаны (25 %) *O. fetissovii* из монотипной подсекции *Hirsutae* (X) и *O. stukovii* из сборной (конгломератной) подсекции *Salinae* (V, см. выше), что указывает на необоснованность выделения подсекции *Hirsutae*.

Группа *Ж* объединяет 14 видов из 9 подсекций, включая олиготипную *Uniflorae* (XVII, с 2 видами) и монотипные *Lanatae* (VI), *Ramosissimae* (VIII), *Acanthaceae* (IX) и *Oxyphylloides* (XII). Преимущественно в этой же группе находятся подсекции *Rhynchophysae* (III: 3 вида из 4) и *Chionobiae* (XIV: 3 вида из 5). Кроме того, в этой группе образует анклав *O. reverdattoi* из подсекции I в связи с вымершим мутантом *O. subverticillaris* (подсекция III) и с *O. lanata* из монотипной подсекции *Lanatae* (VI). Другой анклав представляет *O. mongolica* из подсекции *Salinae* (V) и находится здесь в отдаленной связи с *O. ramosissima* из монотипной подсекции *Ramosissimae* (VIII) и с *O. acanthacea* из монотипной *Acanthaceae* (IX).

В этой же группе *Ж* арктическая подсекция *Uniflorae* (XVII: *O. putoranica*, *O. uniflora*) гомологична южной высокогорной подсекции *Chionobiae* (XIV: *O. chionobia*, *O. pellita*, *O. sutaica*), с которой тесно связана через *O. sutaica* (различие 27 %). Показательна также весьма тесная сопряженность *O. oxyphylloides* из монотипной подсекции *Oxyphylloides* (XI) с *O. chionobia* из подсекции *Chionobiae* (XIV) с различием 22 %. В результате можно предположить, что подсекции *Oxyphylloides*, *Chionobiae* и *Uniflorae* представляют в высокогорьях и Арктике конгломерат параллельных (конвергентных) по экологии выходцев из расположенных ниже в горах представителей подсекций *Oxyphylliformes* (здесь *O. reverdattoi*), *Rhynchophysae* (здесь *O. rhynchophysa*, *O. satpajevii*, *O. subverticillaris*) и монотипной *Lanatae* (*O. lanata*). Взаимно сопряжены (различие 30 %) *O. ramosissima* и *O. acanthacea* из одновидовых подсекций *Ramosissimae* (VIII) и *Acanthaceae* (IX), связанные дальше с *O. mongolica* (различие 42 %), которая представляет здесь анклав из конгломератной подсекции *Salinae* (V). Общность видов из 9 разных подсекций в группе *Ж* может быть следствием сетчатой эволюции в результате интрогрессивной гибридизации и проявлением параллельной (гомологической) дифференциации в ходе эволюции.

Заключение

Система секции *Verticillares* в виде филогенетической «*щетки*» или «*дерева*» с последовательным (дивергентным) ответвлением подсекций весьма осложнена сетчатой и гомологичной эволюцией, где гомологии — это проявление «внешнего сходства, вызванного сходством внешних факторов, действующих на функции растения, а через них и на его внешность» (Комаров, 1940 : 189). Переплетения направлений в эволюции вызваны гибридизацией и мутациями с образованием как недолговечных локальных гибридов и мутантов, так и гибридогенных или мутантных видов соответственно с более широким ареалом, как это бывает при интрогрессивной гибридизации. Показательно, что общие контуры дендрограммы для подсекций не совпадают со схемой по фенетике видов. Это демонстрирует усложнение филогении вследствие отклонения (аберрации) отдельных видов от общих направлений (трендов) в генезисе на уровне подсекций. К тому же современные молекулярные и биохимические методики могут быть полезными не для разграничения родов, а для подтверждения того, что многие роды — результат не строго дивергентной, а сетчатой эволюции (Камелин, 2005).

Параллельная сетчатая эволюция в секции *Verticillares* обычна из-за приуроченности в основном к горным районам Азии с континентальным климатом. Этим вызвано обилие там гибридных видов от скрещивания внутри подсекций, между подсекциями и секциями. Дендрограммы на основе кластерного анализа фенетических данных показывают пути возможной эволюции при формировании современных таксонов и могут быть *подсказкой* для познания филогении. Принятое деление на 17 подсекций не отражает сетчатую эволюцию вследствие гибридизации и мутагенеза и является весьма условным, а выделение некоторых подсекций сомнительно. Бесспорными являются крупная подсекция *Oxyphylliformes* и связанная с ней же крупная подсекция *Inaequiseptatae*. Зато подсекции *Chionobiae* (*приснеговые*) и *Salinae* (*засоленные* или *солончаковые*) искусственно выделены из неродственных видов, возникших вследствие параллельной дифференциации при занятии экологических ниш в экстремальных экологических условиях в Арктике и около снежников в высокогорьях или на засоленных субстратах, которые образовались в прошлом при общем усилении сухости климата.

Среди видов очевидно малое различие между *O. racemosa* и *O. gracillima* (20 %), *O. inaria* и *O. turczaninovii* (22 %), *O. chionobia* и *O. oxyphylloides* (22 %), а также между *O. karavaevii* и *O. wrangelii* (23 %), *O. scheludjakovae* и *O. incana* (23 %). В этих парах второй таксон является синонимом или лишь географической расой. Предположительно мутантами, а не особыми видами, являются *O. interposita* в северном Забайкалье, *O. inaria* на западном Алтае, *O. protopopovii* на Камчатке, наряду с вымершими *O. dubia* в Забайкалье и *O. subverticillaris* близ оз. Балхаш в Казахстане.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49581).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байтенов М. С. Oxytropis DC. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 5. С. 330—411.

Васильченко И. Т. К вопросу о генезисе рода *Oxytropis* DC. // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 3. С. 313—323.

Грубов В. И. Растения Центральной Азии. СПб., 1998. Вып. 8б. 89 с.

Камелин Р. В. Концепция вида и отражение эйдологической ситуации // Флора Алтая. Барнаул, 2005. Т. 1. С. 9—22.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940. 212 с.

Павлова Н. С. Бобовые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 191—339.

Пешкова Г. А. Fabaceae // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 585—639.

Положий А. В., Oxytropis DC. // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 74—151.

Положий А. В. Виды *Oxytropis* (*Fabaceae*) в горах Южной Сибири // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 10. С. 58—66.

Положий А. В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 55—59.

Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Т. 1. С. 70—108.

Попов М. Г. Oxytropis ircutensis M. Pop. // Список растений Гербария флоры СССР. Л., 1955. Т. 13. С. 27, № 3835.

Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л., 1957. Т. 1. 555 с.

Сипливинский В. Н. Флористические находки в северо-восточном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. 1966. С. 272—291.

Улзийхутаг Н. Систематический конспект видов рода *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*) во флоре МНР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1225—1236.

Улзийхутаг Н. Бобовые Монголии. Улаанбаатар, 2003. 587 с.

Федченко Б. А. Остролодка — *Oxytropis* DC. // Флора Таджикистана. М.; Л. 1937. Т. 5. С. 508—550, 684—686; табл. (рис.) 63—67.

Филимонова З. Н. Oxytropis // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 323—368.

Черепанов С. К. Свод дополнений и исправлений к «Флоре СССР». Т. 1—30. Л., 1973. 668 с.

Шишкин Б. К. Секция *Baicalia* (Stell.) Bge. // Флора СССР. М.; Л., 1948. Т. 13. С. 192—206, 214—217.

Юрцев Б. А. Конспект флоры секции *Baicalia* Bge, рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений, 1964а. С. 191—218.

Юрцев Б. А. Основные пути эволюции остролодочников секции *Baicalia* Bge. // Бот. журн. 1964б. Т. 49. № 5. С. 634—648.

Юрцев Б. А. Oxytropis DC. // Арктическая флора СССР. Л., 1986. Вып. 9 (2). С. 61—146, 178—182.

Юрцев Б. А. Новый вид рода *Oxytropis* из секции *Baicalia* (*Fabaceae*) и проблема континентальных реликтов во флоре острова Врангеля // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 164—1661.

Bunge Al. Species generis *Oxytropis* DC. // Mém. Acad. Sci. Pétersb. (Sci. Phys. Math.). Sér. 7. 1874. T. 22. N 1. 166 p.

Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. T. 2. Paris, 1825. Pars 2. P. 275—281.

Emerson B. C., Kolm N. Species diversity can drive speciation // Nature. 2005. Vol. 434. P. 1015—1017.

Komarov V. L. Ex herbario Horti Botanici Petropolitani: Novitates Asiae orientalis // Feddes Repert. 1914. Fasc. 13. P. 225—233, etc.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1842. Vol. 1. 790 p., 1 mappa geographica.

Turczaninow N. Flora baicalensi-dahurica. Pars 1 (Bull. Soc. Nat. Moscou, 15). Mosquae, 1842. *Oxytropis*. P. 294—315.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of northern Eurasia: a checklist. Kew: Royal Bot. Gardens, 1996. 724 p.

SUMMARY

The section *Verticillares* (= *Baicalia*) inhabits mainly the mountains of the North and Central Asia with continental climate. The cluster analysis of Euclidean distances by the Ward's method has revealed difference between 17 subsections at 32 morphological characters, and separately between 50 species at 54 characters. The distances in 3 pairs of subsections proved to be minimal (25 and 29 %), thus indicating an insufficient differentiation for their division. On the phenetic dendrogram for species, 5 pairs demonstrate minimal distances (20, 22 and 23 %) thence revealing their identity as synonyms or subspecies. Some species constitute enclaves in other subsections, thus inducating that phylogeny in a form of brush or tree as complicated by parallel and network evolution because of mutations and hybridization.

УДК 581.526.33 (470.23) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© В. А. Смагин

ПОРЯДОК SPHAGNETALIA MAGELLANICI KÄSTN. ET FLÖSS. НА БОЛОТАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

V. A. SMAGIN. THE ORDER SPHAGNETALIA MAGELLANICI KÄSTN. ET FLÖSS. IN THE BOGS OF EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: amgalan@list.ru
Поступила 26.04.2006
Окончательный вариант получен 18.01.2007

Рассмотрены растительные ассоциации класса Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943, сообщества которых встречаются на верховых, бугристых и на некоторых участках переходных болот европейской части России. Для сравнения использованы данные, полученные при исследовании болот Сургутского полесья в Западной Сибири. Описаны сообщества, относящиеся к 10 ассоциациям, 2 союзам порядка Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. 1933. Показано зональное распределеиие растительности порядка, а также те изменения, что происходят в меридиональном направлении запад—восток. Предваряет статью краткий обзор синтаксономии класса, принятой в Европе. Статья содержит 5 синтаксономических таблиц.

Ключевые слова: верховое болото, растительность, синтаксономия, таежная зона, европейская часть России.

Верховые выпуклые грядово-мочажинные болота являются эталонным зональным типом болот таежной зоны Европейской России. Для них характерны участки с низким летним стоянием внутризалежных вод: гряды, кочки, участки с мелкочковатым нанорельефом, находящиеся в центральной части массивов и называемые «фускум комплексом», а также располагающиеся на пологих склонах в окраинной части. В сложении верхнего яруса покрывающих их сообществ ведущую роль играют виды болотных кустарничков, а сплошной моховой ярус образуют 3 вида сфагновых мхов: *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium*, реже к ним добавляется *S. rubellum*. Эти сообщества неоднократно описывались и обычно относились к многочисленным ассоциациям, выделяемым по комбинациям доминирующих видов разных ярусов, включаемых в состав соответствующих четырех (называемых по виду — доминанту эдификаторного мохового яруса) формаций. С использованием синтаксономии европейской флористической школы они были рассмотрены М. С. Боч (Боч, 1990) на примере Северо-Запада России. При этом был привлечен материал из прилегающих областей, что делало рассматриваемый регион близким к региону понимаемому под этим названием Ю. Д. Цинзерлингом (1932). С момента публикации работы М. С. Боч (1990) значительно пополнилась информация об этой растительности в областях таежной зоны Европейской России, получен материал из ряда районов, ранее не охваченных исследованиями. Автором была создана и постоянно пополняется база данных о растительности болот России, в которую внесены все описания, относящиеся к рассматриваемому классу. Полученный материал позволил уточнить и дополнить синтаксономию этой растительности.

Согласно классификации растительности европейской флористической школы, произрастающие на умеренно увлажненных участках верховых болот сообщества, в составе которых постоянно встречается группа видов, включающая свойственные болотам кустарнички, относятся к классу Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943. Класс включает 2 порядка — Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. 1933 и Erico—Sphagnetalia Br.-Bl. 1949. Сообщества последнего произрастают на болотах-плащах, распространенных по островам и побережью приатлантической, северо-западной части Европы. Считается, что порядок Sphagnetalia magellanici включает только сообщества верховых болот, однако в этом приходится усомниться. Достаточно даже бегло просмотреть списки видов в приводимых синтаксономических таблицах (Dierssen, 1982; Dierssen, Dierssen, 1984; Steiner, 1992), чтобы понять, что к нему отнесены сообщества, весьма отличные от произрастающих на верховых болотах. И тому есть несколько причин. Первой является антропогенная трансформация растительности болот промышленно развитых стран Европы. Как справедливо отмечал Н. Я. Кац (Кац, 1971), болота (речь шла о южной Балтийской провинции), и прежде всего верховые, настолько утратили первоначальный вид, что об их естественном облике можно судить лишь из описаний начала XX в. Синтаксономия же растительности представителями флористической школы создавалась в середине и 2-й половине XX в., когда естественная растительность была уже в основном утрачена.[1] Второй причиной является то, что из-за упомянутой трансформации растительности равнинных болот основным объектом европейских исследователей стали горные болота. В отличие от равнинных они имеют малые размеры и сложный режим водно-минерального питания. Вследствие этого их растительность состоит из сообществ, пестрых по видовому составу, во многом имеющих экотонный характер. Третья причина носит субъективный характер. Несмотря на то что типология болот, различающая верховые, аапа, болота-плащи, низинные травяные, разработана и принята в большинстве стран Европы, синтаксономистами школы Браун-Бланке она во внимание не принимается. Классификация растительности и типология болот считаются друг с другом не взаимосвязанными. При выделении диагностических групп синтаксонов не придается значения тому, в состав каких эколого-ценотических групп они входят. Группы видов, появление которых индицирует смену одного типа болота (болотного участка) другим, рассматриваются как диагностические для вариантов, т. е. практически низших синтаксономических единиц внутриассоциационного ранга, или вообще во внимание не принимаются. Примером первого подхода к группам мезотрофных видов, диагностирующих растительность переходных болот, служит работа K. Dierssen и B. Dierssen (1984), второго — G. M. Steiner (1992). О том, какие виды входят в состав сообществ ассоциаций Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci и Sphagnetum magellanici, описанных последним на болотах Австрийских Альп, можно составить представление из ниже приводимой обзорной таблицы синтаксонов класса (табл. 1, асс. 7, 8). Она включает неполный набор видов, впечатление усилит тот факт, что эти сообщества включают *Carex davalliana*[2] и *C. flava*, а также еще ряд видов, представить которые на верховых болотах немыслимо. Безусловно, ряду видов в разных частях ареала свойственны разные экологические амплитуды. Так, например, *Carex rostrata*, вид переходных и низинных болот, в Швеции встречается на естественных верховых болотах, образуя сообщества асс. *Carex rostrata*—Sphagnum cuspidatum (Osvald, 1923). Ее сообщества встречены и на некоторых болотах Ленинградской обл. Тоже происходит и с *Eriophorum polystachion* на болотах лесотундры, где этот вид встречается и на участках олиготрофных сфагновых болот. Возможно, и ряд других видов становится на европейских болотах менее требовательным к условиям минерального питания. Однако представить, что вышеперечисленные виды стали олиготрофными, невозможно. Поэтому напрашивается вывод, что к классу в целом и порядку Sphagnetalia magellanici в частности, относят растительность не только олиготрофных верховых болот, а все сообщества, в которых заметную роль играют болотные кустарнички. С нашей точки зрения, это неверно, поскольку мезотрофные сообщества должны рассматриваться в рамках отдельного порядка.

---

[1] О процессе трансформации растительности верхового болота можно получить представление и в нашей стране, например в городской черте С.-Петербурга, на болоте, прилегающем к Глухарской улице. На нем началась деградация сфагнового покрова, инвазия не свойственных растительности верхового болота мезотрофных видов сосудистых растений и мхов, что неизбежно приведет к утрате растительностью первоначального состава и облика и появлению сообществ с пестрым составом из видов, имеющих разные экологические амплитуды.

Впрочем, это не самый запутанный раздел синтаксономии флористической школы. Относительно того, что наблюдается с пониманием состава класса Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordh. 1936) Tx. 1937, можно считать ситуацию с классом Oxycocco—Sphagnetea ясной и более или менее вразумительной.

Как упомянуто выше, согласно существующей европейской синтаксономической литературе, класе Oxycocco—Sphagnetea включает 2 порядка. Остановимся на рассмотрении одного из них, имеющего отношение к растительности болот России, а именно Sphagnetalia magellanici. Он включает 2 союза: Oxycocco—Empetrion hermaphroditi Nordh. ex Tx. 1937 и Sphagnion magellanici Kästn. et Flöss. 1933. К первому относятся ассоциации: Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci (Du Rietz 1925) em. Dierssen 1982, Ledo—Sphagnetum fusci Du Rietz 1921, Trichophoro—Sphagnetum compacti Waren 1926 и еще ряд ассоциаций, характерных для северо-западной приатлантической части Европы (Dierssen, 1982). Sphagnion magellanici включает Sphagnetum magellanici Kästn. et Flöss. 1933, Ledo—Sphagnetum

---

[2] Названия видов сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992).

ТАБЛИЦА I

Синтаксоны порядка Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. 1933, описанные на болотах Центральной, Западной и Северной Европы

I — союз Oxycocco—Empetrion hermaphroditi Nordh. et Tx. 1937; 2 — союз Sphagnion magellanici Kästn. et Flöss. 1933

Союз	Oxycocco—Empetrion hermaphroditi												Sphagnion magellanici															
Ассоциация	1			2	3	4	5	6	7	8	9		10	11	12	13	14	15	16				17	18			19		
Субассоциация	1	2	3								1	2							1	2	3	4		1	2	3	1	2	3
Д. в. класса Oxycocco—Sphagnetea																													
Eriophorum vaginatum	II	III	V	V	III	IV	III	V	IV3	IV2	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
Andromeda polifolia	V	III	IV	V	I	II	IV	V	II	III	V	V	V	V	V	V	V	V	III	III	V	III	V	IV	IV	V	VI	VI	VI
Drosera rotundifolia		III	IV	IV			III		II	III		II	IV	II	V	IV	V	V	V	II	V	III	V	III	III	II	II	IV	II
Calluna vulgaris		II		V			III	+	IV2	III2	V	II	V3	II	V	V	I	V	III	V		II	V	V	IV	II	V3	V3	V3
Sphagnum fuscum	II	V	V	V	II	V	V	V	IV4	II	V		V4	V	V	V	V	V		V			V	+	V	+	II	V2	I
S. angustifolium	II			IV	V	V	II		III	III			II	V	V	+	IV	III	IV	IV	V	V		II	I	I		II	
Rubus chamaemorus	V	IV	II	V	V	V	V	V					V	IV	V	V	I	V						+	I		I	I	II
Д. в. порядка Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. 1933																													
Polytrichum strictum	IV	I	V	III	V	V	III	V	III2	III2	V	IV	V	II	III	III	III	II	I	II	I	IV	r	IV	IV	V	II	III	III
Oxycoccus microcarpus	V	V	IV	V		IV	IV	V	III2	II	II		II		V	V	IV							+	+	I	I	I	I
Ledum palustre	V	V	IV	IV									IV	IV	III									I	II	+		I	II
Д. в. союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi																													
Empetrum hermaphroditum	V	IV	III	III	V	V	IV	V	IV3	II	III			I															
Vaccinium vitis-idaea	V	III	+	II	V		I	II	III2	III	IV	II		I	I			I						+					I
V. myrtillus	II	II		I	II	II	I	+	IIII	III	V	II		r				I											
V. uliginosum	V	III	I	III	III	V	III	V	IV2	II2	IV	IV		IV	III	III	III		III	III		+		I	+	+		I	II
Betula nana	V	V	V	IV	V	V	II	V	II		I	II		V	IV	I	II												
Pleurozium schreberi	II	II	II	IV			II	IV		II	II	II	I	II	III	III				II				+		+	I		I
Polytrichum commune				+	II	II			II	II																			

Sphagnum capillifolium	II		I	II	V	V			III	III2	II			r	I			IV					IV	II	I				
S. russowii	V	II		II	+	+	+							I															
Д. в. союза Sphagnion magellanici																													
Oxycoccus palustris		I	III	II			I		II	III1	I	II	IV	V	V		V	V	V	V	V	V	V	V	III	V	IV	IV	V
Sphagnum magellanicum	II			II			I		III2	IV4	IV	V	V2	III	I	II	II	V	V	V	V	V	V	V	IV	V	V4	V3	V3
S. rubellum				II			II						V	I	II	II	II	IV	IV	V	V	IV	V	III	III	I	V2	V2	III
Empetrum nigrum				IV			I						IV	V	V	IV	V	V		I		II	I	I	II	+	III		III
Pinus sylvestris				IV						II			III	IV	V	II		I			II		r	I		I	I	II	II
Прочие виды																													
Carex pauciflora		I		III		II	I	I	III	II	III	IV		III		II	IV		II	IV	IV	II	r	IV	I	I			
Baeothryan cespitosum	IV	I		II			II		II	II	V	II		+		II		I					IV						
Aulacomnium palustre				+	III	II	+		II	III			III	I	II					III				III	I	+	I	III	II
Mylia anomala	IV	IV	V	II			IV	V		II			I	II	IV	V	II	IV	II	II			V	III	II	II	I	I	
Cladonia rangiferina		r	+	V			I	IV	II	II				III	V	V		II					II				II	I	
C. arbuscula	V	II	+	IV			I	IV	II	II	I			II	IV	II		II		I			II		+				
C. stellaris				II			I	III						I	IV	IV							r				I		
Cetraria islandica				I				I	II	II	I				II	II							+						
Eriophorum polystachion	II	I				IV	+	V	II	II			II										r				I		
Chamaedaphne calyculata			V	II										IV															
Dicranum bergeri	II			II			I						I	I	III	II			II	II			+	III	III	II	I	II	I
Rhynchospora alba													II						V					+		+	+		+
Drosera anglica													II										I	+		+	+	I	
Sphagnum tenellum																			III				II	+			I	I	
Scheuchzeria palustris										II			I								V			+		+		I	I
Molinia caerulea				I			r		II	III2	I	II																	
Sphagnum fallax									II	II	II	II	IV											+	+	V	III	II	V2
Carex rostrata							I		IV2	II	I													+					
C. nigra									III1	III	I																		
C. echinata									II	II																			
C. panicea									II	II																			
Potentilla erecta									III	III																			

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Союз	Oxycocco—Empetrion hermaphroditae												Sphagnion magellanici																
Ассоциация	1			2	3	4	5	6	7	8	9		10	11	12	13	14	15	16				17	18			19		
Субассоциация	1	2	3								1	2							1	2	3	4		1	2	3	1	2	3
Equisetum palustre									II	II																			
Menyanthes trifoliata									II	II																			
Salix lapponum					III	II																							
Carex bigelowii					V	IV																							

Примечание. В графе ассоциации (субасс.) цифрами обозначены следующие синтаксоны: 1 — асс. Ledo palustris—Sphagnetum fusci Dierssen 1982; 1.1 — субасс. sphagnetosum russowii (Norwegen); 1.2 — субасс. sphagnetosum fusci (Norwegen); 1.3 — субасс. sphagnetosum fusci (Finland); 2 — Calluna—Sphagnum fuscum Reisermoore Ruuhijärvi; 3 — асс. Chamaemoreto—Sphagetum acutifolii Dahl 1956; 4 — асс. Betuleto—Sphagnetum fuscae Dahl 1956; 5 — асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci субасс. sphagnetosum fusci Dierssen 1982 (Norwegen); 6 — асс. Empetrum hermaphroditum—Betula nana—Sphagnum fuscum Nordhagen, 1936; 7 — асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci Steiner 1992; 8 — асс. Sphagnetum magellanici Steiner 1992; 9 — асс. Sphagnetum magellanici Krizai 1989; 9.1 — субасс. sphagnetosum fusci; 9.2 — субасс. typicum; 10 — асс. Calluna vulgaris—Sphagnum fuscum Напреенко 2002; 11 — Sphagnum fuscum Reisermoore Ruuhijärvi 1960; 12 — Calluna—Sphagnum fuscum—Cladonia—Reisermoore Eurola 1962; 13 — асс. Calluna—Cladonia—Sphagnum fuscum Sjörs 1948; 14 — Andromeda—Sphagnum fuscum Weissmoore Eurola 1962; 15 — асс. Calluna vulgaris—Sphagnum fuscum Osvald 1923; 16 — асс. Sphagnetum magellanici Dierssen, Dierssen 1984; 16.1 — субасс. rhynchosporetosum albae ombrotraphente variante; 16.2 — субасс. sphagnetosum fusci ombrotraphente variante; 16.3 — субасс. scheuchzerietum palustris ombrotraphente variante; 16.4 — субасс. typicum ombrotraphente variante; 17 — асс. Calluna vulgaris—Sphagnum magellanicum Osvald 1923; 18 — асс. Sphagnetum magellanici Балявичене, 1991; 18.1 — субасс. typicum; 18.2 — субасс. sphagnetosum fusci; 18.3 — субасс. sphagnetosum fallacis; 19 — асс. Sphagnetum magellanici Напреенко 2002; 19.1 — субасс. typicum; 19.2 — субасс. sphagnetosum fusci; 19.3 — субасс. sphagnetosum fallacis.

Здесь и в табл. 2—5 римскими цифрами показаны классы постоянства видов: r — <5 %, «+» — 5—10, I — >10—20, II — >20—40, III — >40—60, IV — >60—80, V — >80. Арабскими цифрами показаны баллы среднего проективного покрытия: «+» — <1; 1 — 1—5, 2 — 6—15, 3 — 16—25, 4 — 26—50, 5 — >50. При небольшом числе описаний, представляющих синтаксон, арабскими цифрами слева указано число описаний, где встречен вид, арабскими цифрами справа, находящимися в верхнем индексе, показаны баллы проективного покрытия. Д. в. — диагностические виды.

magellanici Sucopp ex Neuh. 1969, Pino mugo—Sphagnetum magellanici Kästn et Flöss. 1933. К двум последним относятся сообщества с ярусом из сосны, первой ассоциации — обыкновенной, второй — горной. В табл. 1 приведена выборка из описанных в разных частях Европы ассоциаций Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci, Ledo—Sphagnetum fusci, Sphagnetum magellanici. Из табл. 1 видно, что эти синтаксоны можно подразделить на 3 группы, но они не будут полностью соответствовать данным им авторами названиям. Первая группа, объединяющая ассоциации, помещенные под номерами 1—9, собственно и является, по нашему мнению, асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci. Однако в нее попали и асс. Ledo—Sphagnetum fusci, описанная в Норвегии (Dierssen, 1982), и асс. Sphagnetum magellanici, описанная в Альпах (Krisai, 1991; Steiner, 1992). Последняя ассоциация, по видовому составу весьма отличается от описанной под тем же названием на болотах, прилегающих к побережью Балтийского моря и даже Шварцвальда (табл. 1, асс. 16—19). В группу диагностических видов союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi большинство авторов включают 3 вида: *Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*, *Oxycoccus microcarpus*. Steiner (1992) добавляет к ним *Sphagnum fuscum*, Dierssen (1982) — *Rubus chamaemorus*, *Pinguicula villosa*, *Ochrolechia frigida*, *Dicranum elongatum*, *Barbilophozia binsteadii*, *Lophozia marchica*, *Carex bigelowii*, *Cephalozia leucantha*, *Sphenolobus minutus*. Matuszkiewicz (1984) к 3 вышеназванным видам добавляет *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*. Он единственный, кто включил в эту группу *Carex globularis*. Никто из выше упомянутых авторов не обращает внимание на виды рода *Vaccinium*. А ведь именно они на большей части лесной зоны типичны для лесных болот и сырых и заболоченных лесов, а на пределе распространения лесиой растительности на севере и в горах появляются на открытых болотах. Именно они и диагностируют этот союз, объединяющий сообщества верховых болот севера и высокогорий. Приняв эту группу диагностической для союза, в его состав следует включить асс. Sphagnetum magellanici, описанную в Альпах. По-видимому, она должна иметь здесь другое название. Асс. Ledo—Sphagnetum fusci Dierssen (1982) относит к этому же союзу, что, по нашему мнению, неверно. Эта ассоциация выделена Дю Рие (Du Rietz, 1921) на болотах той части Швеции, что прилегает к побережью Балтийского моря. А сообщества, отнесенные к ней Dierssen, следует включить в состав асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci. Асс. Ledo—Sphagnetum fusci являются, по нашему мнению, синтаксоны, помещенные в табл. 1 под номерами 10—15. М. Г. Напреенко (2002) совершенно прав, говоря, что эта ассоциация в Калининградской обл. находится на западном пределе своего распространения. В группу диагностических видов Sphagnion magellanici в большинстве работ включают *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum magellanicum*, *Polytrichum strictum*. Steiner добавляет сюда *Sphagnum capillifolium*, *Pinus mugo*, Krisai — *Andromeda polifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum*. Ю. Балявичене (1991) эту группу представляет так: *Andromeda polifolia*, *Calypogeia sphagnicola*, *Dicranum bergeri*, *Polytrichum strictum*, *Oxycoccus microcarpus*, *O. palustris*. Единства взглядов европейских авторов и на состав этой группы не существует. По нашему мнению, к этому союзу относятся синтаксоны, помещенные в табл. 1 под номерами 16—19, сообщества которых описаны на верховых болотах равнинной части, прилегающей к побережью Балтийского моря и невысоких гор Западной Европы.

Кустарничково-сфагновая растительность олиготрофных верховых болот таежной зоны Европейской России, относимая к классу Oxycocco—Sphagnetea

Класс *OXYCOCCO—SPHAGNETEA*

Включает сообщества верховых, бугристых и отдельных участков переходных болот, произрастающие в условиях низкого уровня летнего стояния внутризалежных вод, отличающихся наличием сплошного эдификаторного яруса из сфагновых мхов и постоянным и обильным присутствием в составе кустарничков сем. *Ericaceae.*

Диагностические виды класса: *Eriophorum vaginatum*, *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia.* На территории европейской части России к этой группе следует добавить *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum.*

Порядок *SPHAGNETALIA MAGELLANICI*

Включает сообщества верховых, открытых континентальных болот, произрастающие на участках с низким уровнем стояния внутризалежных вод.

Диагностические виды порядка: *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Polytrichum strictum.* Порядок диагностируется и отсутствием группы атлантических видов: *Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Sphagnum subnitans*, *Myrica gale*, *Hypnum ericetorum*, а также группы мезотрофных видов: *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza.*

Союз Oxycocco—Empetrion hermaphroditi Nordh. 1936

Включает сообщества умеренно увлажненных участков верховых и бугристых болот северной тайги и лесотундры.

Диагностические виды: *Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Sphagnum russowii*, *S. capillifolium.* Для сообществ союза характерно совместное произрастание видов, диагностирующих как класс Oxycocco—Sphagnetea, так и класс Vaccinio uliginosae, причем здесь эти виды, в южной части таежной зоны встречающиеся на болотах лишь в сообществах с сомкнутым древесным ярусом, произрастают на открытых местообитаниях.

1. Асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci Du Rietz 1925 em. Dierssen 1982 (табл. 2, стб. 3)

Номенклатурный тип: Empetrum nigrum—Sphagnum fuscum Du Rietz 1925.

Диагностические виды: *Sphagnum fuscum*, *Drosera rotundifolia*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum.*

Морфология. Сообщества ассоциации отличаются довольно сомкнутым кустарничковым ярусом, в котором выражены 3 подъяруса. Верхний образуют *Betula nana* и *Vaccinium uliginosum*, местами к ним присоединяется *Ledum palustre.* Средний подъярус состоит из *Empetrum hermaphroditum* и *Calluna vulgaris*, и нижний — из *Rubus chamaemorus.* В моховом ярусе доминирует *Sphagnum fuscum*, к которому в ряде сообществ добавляются *Sphagnum angustifolium*, *S. russowii*, *S. capillifolium.* *Sphagnum magellanicum* в сообществах ассоциации или отсутствует, или представ-

ТАБЛИЦА 2

Растительность порядка Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. 1933 на болотах европейской части России и севере Западной Сибири

Союз	Oxycocco—Empetrion hermaphroditi					Sphagnion magellanici					
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Субассоциация										1	2
Число описаний	33	26	66	10	277	26	159	16	39	3	2
Д. в. класса Oxycocco—Sphagnetea											
Eriophorum vaginatum	V1	III+	V1	IV+	V2	V2	V2	V2	V2	3^3	2^2
Andromeda polifolia	V1	III	V1	V+	V2	V1	V2	V3	V2	3^1	2^1
Rubus chamaemorus	V3	V2	V2	V2	V2	IV1	III2	IV2	V1	2^+	
Drosera rotundifolia	I+		IV+	V+	IV+	IV+	III+	IV1	II+	2^+	1^+
Sphagnum angustifolium	IV5	IV3	III1	II1	V3	III1	V4	IV2	V5		
S. fuscum	I1	r+	V5	V5	V5	V2	III2	IV3	III		
Д. в. порядка Sphagnetalia magellanici											
Ledum palustre	III1	II+	IV1		IV1	III+	III1		++		
Oxycoccus microcarpus	V1	IV1	V+	V1	IV+	III+	II+	II+			
Polytrichum strictum	III1	IV2	II+	IV+	III1	I+	V2	I+	++	1^1	
Д. в. союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi											
Empetrum hermaphroditum	III2	IV1	V3								
Vaccinium myrtillus	++	III+	III+	V1	r+						
V. vitis-idaea	II+	IV1	III+	V1	++	r+	r+				
V. uliginosum	II+	III+	IV1	V2	II+	++	II+	++	I+		
Carex globularis	I+	V2	++	III	r+						
Polytrichum commune	III1	IV2	++		r+		r+				
Pleurozium schreberi	IV1	III1	III1	V2	I+	++	I+				
Sphagnum russowii	II2	II3	II	III2	r+		++				
S. capillifolium		II	III	I+	++			++	r+		
Betula nana	V2	V2	V1	V1	III1	II+	III	I+	I+		
Д. в. асс. Empetro subholarcticae—Sphagnetum fuscae											
Empetrum subholarctica				V1							
Ledum decumbens				V3							
Pinus sibirica (выс. 3 м)				V1	r+						
P. sylvestris (выс. 3 м)			I+	V2	++	r+					
Betula tortuosa	++			IV1							
Д. в. союза Sphagnion magellanici											
Oxycoccus palustris	II+		II+		V1	IV1	V1	V1	V1	3^+	2^1
Empetrum nigrum					V2	IV1	IV1	II+	III+	1^+	1^+
Sphagnum magellanicum	I2	r+	I+	III	IV2	III1	V4	IV2	V3	3^5	2^5
Chamaedaphne calyculata	II+	r+	++	V2	V1	II+	V2	V1	V1		
Pinus sylvestris н. б. ф.	II2		I+	V2	IV2	IV1	IV2	II+	I+		

Союз	Oxycocco—Empetrion hermaphroditi					Sphagnion magellanici					
Ассоциация	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Субассоциация										1	2
Число описаний	33	26	66	10	277	26	159	16	39	3	2
Д. в. асс. Empetro—Sphagnetum rubelli											
Sphagnum rubellum			I1		III	$\boxed{\text{V3}}$	I+	I1		3^+	1^1
Д. в. субасс. Sphagnetum magellanici rhynchosporetosum albae											
Rhynchospora alba					r+	II+	r+	II+		2^2	
Sphagnum tenellum			r+			++				3^2	
Д. в. субасс. Sphagnetum magellanici scheuchzerietosum palustris											
Scheuchzeria palustris			++		I+	I+	I+	IV+	I+		1^1
Carex limosa	++		++		r+		I+	III+	++		1^1
Sphagnum balticum	++		I1		I+	III	++	II2			2^2
Прочие виды											
Calluna vulgaris	III		IV2		IIII	IV2	III		++	3^2	
Cladonia rangiferina	r+		IV1	V1	II+	II+	++				
C. arbuscula	r+		IV1	III+	I+	II+	++				
C. stellaris			IIII	V2	++	II+	r+				
Cetraria islandica			II+	I+	r+						
Aulacomnium palustre	II+	III+	I+	I+	I+	II+	I+				
Carex pauciflora	I+		II+		II+		II+	III+	II+		
C. rostrata	I1		r+		r+		I+	++	r+		
Melampyrum pratense	II+		r+		I+		I+	++	II+		
Baeothryon cespitosum	++		III		r+	I+	r+	++		1^1	
Drosera anglica				I+	r+	++	r+	II+		1^+	
Sphagnum fallax	I1				r+	r+	++		+.1		
S. cuspidatum						++				1^+	1^+

Примечание. Ассоциации: 1 — Betulo nanae—Sphagnetum angustifolii, 2 — Carici globularis—Betulum nanae, 3 — Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fuscae, 4 — Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci, 5 — Ledo—Sphagnetum fusci, 6 — Empetro—Sphagnetum rubelli, 7 — Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici, 8 — Andromedo polifolii—Sphagnetum fusci-magellanici, 9 — Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii, 10 — Sphagnetum magellanici, 10.1 — Sphagnetum magellanici—rhynchosporetosum albae, 10.2 — Sphagnetum magellanici scheuchzerietosum palustris. Здесь и в табл. 3—5: н. б. ф. — деревья низких болотных форм.

лен в очень небольшом количестве. В моховом напочвенном покрове в ряде сообществ существенную роль играют лишайники и зеленые мхи. Для ассоциации характерно незначительное количество клюквы, при этом чаще и с бо́льшим покрытием встречается *Oxycoccus microcarpus*, чем *O. palustris*. Отсутствует в сообществах ассоциации и ярус низкорослых болотных деревьев.

Экология. Типичными местообитаниями сообществ ассоциации являются гряды и бугры. Встречаются они также на кочках, склоновых участках болот, полностью покрывают площадь отдельных болотных массивов с ровной поверхностью или окраинных участков бугристых болот. Уровень воды находится на глубине 0.25—0.35 м и ниже.

География. Ассоциация распространена в пределах подзон северной тайги и лесотундры. Нами она описана на Терском берегу Кольского п-ова в центральной его части в районе Ловозера, на Большом Соловецком о-ве. М. С. Боч выполнены описания в северо-восточной части Республики Коми у стационара Сивая Маска. Из литературных данных (Dierssen, 1982) известно, что она распространена на севере Скандинавского п-ова. Видимо, ее ареал простирается от Атлантического океана до Урала.

Синсистематика. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: callunetosum vulgaris и chamaedaphnetosum calyculatae.

Субасс. chamaedaphnetosum calyculatae subass. nov. (табл. 3, 3.2; типовое описание «в») включает описания, выполненные в северо-восточной части Республики Коми. Диагностическим признаком ее является присутствие *Chamaedaphne calyculata* и отсутствие *Calluna vulgaris*. К сожалению, она представлена лишь 4 описаниями.

ТАБЛИЦА 3

Ассоциации союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi

Ассоциация	1				2				3					4	
Субассоциация					1		2		1			2			
Вариант	1	2	а	3		б	1	2	1		2		в		г
Субвариант									1	2					
Число описаний	2	20		4	23		5	5	30	20	12	4		10	
Д. в. класса Oxycocco—Sphagnetea															
Eriophorum vaginatum	1^+	III+	4	V1	IV1	4	V2	V1	IV+	V1	V1	V1	2	IV+	1
Andromeda polifolia		II1	2	III1	V2	4	V1	V1	V1	IV1	V2	V2	5	V+	2
Rubus chamaemorus	2^1	V3	2	IV+	V3	3	V2	V2	V2	V2	V3	V3	30	V2	15
Sphagnum angustifolium	1^1	IV4	5	III1	V5	6	V5	II2	II1	II1	III2	IV2	10	II1	
Д. в. порядка Sphagnetalia magellanici															
Ledum palustre	1^+	I+		IV+	III1		IV+	III+	V2	III+	III+	V1	1		
Oxycoccus microcarpus		IV1		III1	V1		IV+	IV+	IV+	V+	V+	V1	3	V1	5
Polytrichum strictum	2^2	IV2	4	IV2	IV1		III+	I1	II+	II+	II+	III1	15	IV+	1
Д. в. союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi															
Empetrum hermaphroditum	1^2	IV1		III1	II1		V3	V3	V2	V3	V3	V2	3		
Betula nana	2^3	V2	3	V2	V2	4	V2	V2	V2	V1	IV1	V1	5	V1	5
Vaccinium uliginosum		III+	2	IV1	I+		V1	V1	V1	IV1	IV1	V1	2	V2	2
V. vitis-idaea	1^+	IV1		IV1	II+		III+	III1	V1		I+	III+		V1	2
V. myrtillus		III1	2	II+			I+	II+	IV+		++	III+		V1	2
Pleurozium schreberi	1^1	III1		I1	III1		V2	IV2	IV2	II1	++	III1	1	V2	10
Sphagnum russowii		III3	3		+1		III2	V5	II1	+.1				III2	15
Polytrichum commune	1^2	IV2	2	IV4	IV1		I1	I+				III1	1		
Sphagnum capillifolium	2^5								III1	II1	III1			I+	
Aulacomnium palustre	1^1	III+		III1	II+		V1	I+	I+	I+	++	III+	1	I+	

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	1				2				3					4	
Субассоциация					1		2		1			2			
Вариант	1	2	а	3		б	1	2	1		2		в		г
Субвариант									1	2					
Число описаний	2	20		4	23		5	5	30	20	12	4		10	
Д. в. союза Sphagnion magellanici															
Sphagnum magellanicum		++			II2	2			I+	++	I+	III2	20	II1	
Oxycoccus palustris						2	IV1	IV1	II+	II+	II+	III1			
Pinus sylvestris н. б. ф.							III1	IV1	I+	II1	II1				
Chamaedaphne calyculata		++			III1							III+	+	V2	8
Д. в. асс. Carici globularis—Betuletum nanae															
Carex globularis	2^2	V2	5	IV+	I+		I+			++	++	III+	I	II1	
Д. в. асс. Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci															
Empetrum subholarctica														V1	10
Ledum decumbens														V3	20
Pinus sibirica (выс. 3 м)														V1	
Pinus sibirica (подрост)														II+	+
P. sylvestris (выс. 3 м)									I+	II1				V2	2
Betula tortuosa														IV1	5
Betula tortuosa (подрост)														II+	
Д. в. асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci															
Sphagnum fuscum		+1			+1			III2	V4	V5	V5	V5	50	V5	60
Drosera rotundifolia									III+	V+	IV+	II+		V+	1
Д. в. субасс. Callunetosum vulgaris															
Calluna vulgaris							IV2	IV2	IV2	V3	V2				
Baeothryon cespitosum									II+	III1	IV1				
Sphagnum rubellum										II1	I2				
Д. в. вар. Cladonia rangiferina															
Cladonia arbuscula									V2	V2	I+	II+		III+	
C. rangiferina									V2	V1	++	II+		V1	1
C. stellaris									IV2	IV2				V2	8
Cetraria islandica									III+	III1		II+		I+	
Прочие виды															
Picea obovata н. б. ф.		III1		III+	II+		IV1	IV+	r+	++					
Carex pauciflora			2		r+		II+	III1	++	III+	III+				
Melampyrum pratense			2			3	IV1	III1		++					
Mylia anomala									I+	II1	++				
Sphagnum girgensohnii	1^1	I1													
Rubus arcticus	1^+	II+			r+										

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ассоциация	1				2				3					4	
Субассоциация					1		2		1			2			
Вариант	1	2	а	3		б	1	2	1		2		в		г
Субвариант									1	2					
Число описаний	2	20		4	23		5	5	30	20	12	4		10	
Calamagrostis langsdorfii	I+	II+			r+										
Carex rariflora									I+	I+	III				
C. rotundata									I+		I+	II+			
Sphagnum balticum									II	II	II				
S. papillosum										++	I+	II+			

Примечание. 1 — Carici globularis—Betulum nanae, 1.1.1 — вар. Sphagnum capillifolium, 1.1.2 — вар. Sphagnum angustifolium, 1.1.3 — вар. Polytrichum commune, а — типовое описание (дано по Корчагин, 1940), 2 — Betulo nanae—Sphagnetum angustifolii, 2.1 — субасс. chamaedaphnetosum calyculati, б — типовое описание (дано по Корчагин, 1940), 2.2 — субасс. callunetosum vulgaris, 2.2.1 — вар. typicum (Sphagnum angustifolium). 2.2.2 — вар. Sphagnum russowii, 3 — Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci, 3.1 — субасс. callunetosum vulgaris, 3.1.1 — вар. Cladonia rangiferina, 3.1.1.1 — субвар. Vaccinium vitis-idaea, 3.1.1.2 — субвар. typicum, 3.1.2 — вар. typicum, 3.2 — субасс. chamaedaphnetosum calyculati, в — типовое описание, 4 — Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci, г — типовое описание.

В столбцах «а» и «б» приведены типовые описания в баллах по Друде: 1 — единично (sol); 2 — редко (sp); 3 — изредка (cop1); 4 — разбросано (cop2); 5 — рассеянно (cop3); 6 — обильно (soc). В столбцах «в» и «г» — типовые описания с проективным покрытием видов в процентах. «в» — описание 33 от 11.07.1961; «г» — описание 102 от 20.07.2000.

Субасс. callunetosum vulgaris Boch 1990 (табл. 3, 3.1) диагностируется присутствием вереска. К ней отнесена большая часть выполненных нами описаний (62) ассоциации. Субассоциация поделена на 2 варианта: Cladonia rangiferina и typicum. Вариант Cladonia rangiferina (табл. 3, 3.1.1) диагностируется заметным участием в образовании напочвенного яруса лишайников и зеленых мхов: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetraria islandica*, *Pleurozium schreberi*. Этот вариант не является синонимом субасс. Cladonia arbuscula (Dierssen, 1982), к которой отнесены сообщества с лишайниковым напочвенным покровом, полностью лишенные сфагновых мхов. Он подразделен на 2 субварианта: Vaccinium vitis-idaea и typicum. Первый (табл. 3, 3.1.1.1) диагностируется *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*. С бóльшим постоянством и покрытием в его сообществах встречаются *Ledum palustre* и *Pleurozium schreberi*. Типичный субвариант (табл. 3, 3.1.1.2) соответственно наоборот — с их отсутствием или малой сомкнутостью. Сообщества субвариантов кроме различий в видовом составе отличаются и по характеру экотопов, и по географическому распространению. Относящиеся к типичному субварианту сообщества (20) встречаются на грядах (большая часть), кочках, на участках болот с невыраженным микрорельефом. Они описаны на болотах Терского берега и Большого Соловецкого о-ва. На буграх они не встречены ни разу. Сообщества же субварианта Vaccinium vitis-idaea (30) по большей части встречены на буграх. Бóльшая часть их описаний выполнена в Ловозерском р-не Мурманской обл., находящемся в центре Кольского п-ова, причем к субварианту отнесены все сообщества ассоциации, описанные нами в Ловозерском р-не. Они отмечены и на болотах Тверского берега и Большого Соловецкого о-ва. Сообщества типичного варианта (табл. 3, 3.1.2) характеризует отсутствие лишайников и монодоминирование в моховом ярусе *Sphagnum fuscum*. Описано их меньше (12), чем тех, что отнесены к варианту Cladonia rangiferina. Встречены они в основном на грядах болот Терского берега и Большого Соловецкого о-ва.

Нами пересмотрена система внутриассоциационных единиц, предложенная М. С. Боч (1990). Ранг субасс. lichenetosum понижен до варианта (Cladonia rangiferina), вторая субасс. sphagnetosum angustifolii ие подтверждена в процессе обработки описаний и от нее пришлось отказаться. Вариант Calluna vulgaris возведен в ранг субассоциации, вариант Vaccinium vitis-idaea низведен в ранг субварианта. Выделена новая субассоциация chamaedaphnetosum calyculatae.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. За исключением случаев, когда сообщества ассоциации полностью занимают поверхность болот или их окраинные части, они располагаются на повышенных элементах микрорельефа и образуют комплекс с сообществами ерсеев и мочажин. Преимущественно комплекс имеет гомотрофный характер, т. е. и сообщества топей олиготрофные характер, т. е. и сообщества топей олиготрофные. Так, сообщества субварианта Vaccinium vitis-idaea чаще всего образуют комплекс с сообществами ассоциаций Caricetum rariflorae и Sphagno—Caricetum rotundatae, реже — с Sphagno—Baeothryetum cespitosae, Sphagno—Eriophoretum polystachii, Sphagno—Eriophoretum russeolii. Иногда они являются компонентом гетеротрофного комплекса, где ерсеи заняты мезотрофными сообществами ассоциаций Eriophoretum polystachii и Caricetum rostratae. Сообщества субварианта typicum образуют комплекс с сообществами олиготрофных топей и мочажин ассоциации Sphagno—Baeothryetum cespitosae и Caricetum limosae, реже — Hepatico—Baeothryetum cespitosae. Сообщества типичного варианта чаще встречены в сочетании с теми, что относятся к ассоциациям Caricetum rariflorae и Sphagno—Baeothryetum cespitosae. Комплексы занимают основную, центральную часть бугристых и грядово-мочажинных болот.

2. Асс. Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci ass. nov.

(табл. 2, стб. 4; табл. 3, 4, типовое описание табл. 3, г)

Диагностические виды: *Sphagnum fuscum*, *Empetrum subholarctica*, *Betula tortuosa*, *Pinus sibirica*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum decumbens*. Диагностическим признаком ассоциации является и отсутствие *Oxycoccus palustris*.

Морфология. Сообщества ассоциации имеют трехъярусное строение. В отличие от произрастающих на грядах европейских болот на них имеется вполне сформировавшийся, хотя разреженный и низкий древесный ярус, образованный *Pinus sylvestris* с примесью *P. sibirica* и *Betula tortuosa*. Доминантами кустарничкового яруса являются *Ledum decumbens* и *Chamaedaphne calyculata*. В моховом ярусе доминирует *Sphagnum fuscum*, в роли содоминантов выступают лишь лишайники и *Pleurozium schreberi*. Моховой ярус не сплошной, имеются и проплешины голого торфа.

Экология. Ассоциация характерна для верховых грядово-озерных болот Сургутского полесья. Ее сообщеcтва безраздельно господетвуют на грядах этих болот. В отличие от европейских болот эти гряды имеют другие морфометрические характеристики. Ширина их часто достигает 100 м, высота — 1 м. Они составляют комплекс не с мочажинами и озерками, как иа европейский болотах, а с разных размеров озерами по большей части лишенных растительности. Уровень воды соответственно лежит много ниже поверхности гряд. Здесь наблюдаются явления термокарста.

География. Ассоциация является викарирующей в отношении предыдущей. Нами она описана на болотах Сургутского полесья в подзоне северной тайги на территории Западной Сибири. Вероятно, она широко распространена в северной половине западносибирской низменности.

Синсистематика. Ассоциация представлена 10 описаниями, весьма сходными по видовому составу и ярусному строению. Для выделения внутриассоциационных единиц оснований нет.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Как упомянуто выше, покрытые сообществами рассматриваемой ассоциации гряды составляют комплекс с лишенными растительности озерами. Иногда имеется третий элемент комплекса, занимающий незначительный процент площади, мочажины покрытые сообществами ассоциаций Caricetum limosae и Sphagno—Eriophoretum russeolii. Растительность ассоциации занимает наряду с озерами огромные площади в центре бескрайних болотных массивов.

3. Ass. Carici globularis—Betuletum nanae Корчагин 1940
(табл. 2, стб. 2; табл. 3, 1)

Номенклатурный тип: Angustifolii—Sphagnetum globulari-caricoso-eriophorosum Корчагин, 1940. Типовое описание воспроизведено (табл. 3, 1, а).

Диагностические виды: *Carex globularis*, *Sphagnum angustifolium*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*.

Сообщества ассоциации встречаются на болотах северной тайги и лесотунды в северо-восточной части Республики Коми. Ее характеристика дана нами ранее (Смагин, 2000).

4. Ass. Betulo nanae—Sphagnetum angustifolii Корчагин 1940
(табл. 2, стб. 1; табл. 3, 2)

Номенклатурный тип: Angustifolii—Sphagnetum nano-betuloso-andromedoso-eriophorosum Корчагин 1940. Типовое описание воспроизведено (табл. 3, 2.1, б).

Диагностические виды: *Betula nana*, *Sphagnum angustifolium*, *S. russowii*.

Сообщества ассоциации описаны там же, где и предыдущей, и кроме того, на Большом Соловецком о-ве. Ассоциация также рассмотрена нами ранее (Смагин, 2000). В настоящий момент пересмотрен лишь ранг ее внутриассоциационных единиц. Прежде выделяемые субассоциации sphagnetosum angustifolii и sphagnetosum russowii низведены в ранг вариантов. Ассоциация подразделена на 2 субассоциации ранее (Смагин, 2000) рассматриваемых в ранге вариантов: callunetosum vulgaris (табл. 3, 2.2) и chamaedaphnetosum calyculatae (табл. 3, 2.1). К первой отнесены сообщества, описанные на Большом Соловецком о-ве. Она диагностируется следующей группой видов: *Calluna vulgaris*, *Oxycoccus palustris*, *Carex pauciflora*. По признаку доминирования в моховом ярусе субассоциация подразделена на варианты typicum (табл. 3, 2.2.1) и Sphagnum russowii (табл. 3, 2.2.2). Вторая субассоциация диагностируется *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum magellanicum* и отсутствием *Calluna vulgaris*. К ней относятся сообщества ассоциации, встреченные в Республике Коми.

Союз Sphagnion magellanici Kästn. et Flöss. 1933

Диагностические виды: *Sphagnum magellanicum*, *Oxycoccus palustris*, *Empetrum nigrum*, *Pinus sylvestris* (f. *litwinowii*, *willkommii*, *pumila*). Включает в себя сообщества класса, распространенные на большей части таежной зоны начиная с подзоны средней тайги и встречающиеся на равнинной части южнее, за пределами зоны.

5. Асс. Ledo—Sphagnetum fusci Du Rietz 1921
(табл. 2, стб. 5; табл. 4, 2)

Номенклатурный тип: Ledum palustre—Sphagnum fuscum Du Rietz 1921.

Диагностические виды: *Sphagnum fuscum* (d). Характерным признаком ассоциации служит отсутствие диагностических видов асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci и мезотрофных видов группы *Menyanthes trifoliata*.

Морфология. Сообщества ассоциации варьируют по своей ярусной структуре. Для части из них характерен ярус из сосны низкорослых болотных форм, в других же он отсутствует. Для всех сообществ характерно наличие 2 ярусов: травяно-кустарничкового и мохового. Доминантом мохового яруса является *Sphagnum fuscum*. В южных частях ареала ассоциации обычно ему содоминируют *S. magellanicum* и *S. angustifolim*. В районах, прилегающих к морскому побережью, в его сложении бывает заметной роль лишайников и зеленых мхов. Травяно-кустарничковый ярус по составу, сомкнутости и вертикальной структуре сильно варьирует. Эти показатели различны в разных районах и соответственно в выделенных нами внутриассоциационных единицах.

Экология. Сообщества ассоциации располагаются на участках болот, где уровень летнего стояния внутризалежных вод лежит ниже 0.2 м от поверхности, а чаще ниже 0.3 м. Самым обычным их местообитанием являются гряды верховых болот. Встречаются они на кочках, покрывают участки в центральной части болот с кочковато-западинным нанорельефом, где формы нанорельефа не отличаются по растительности, называемой «фускум-комплексом». Они могут занимать и всю площадь верховых кустарничково-сфагновых болот со слабо выраженным микрорельефом или имеющих ровную поверхность. Нами такие болота были встречены вблизи побережья (Кингисеппский р-н) или на островах (Большой Березовый) Финского залива. В этих же районах сообщества ассоциации занимают склоны грядово-мочажины болот по илатообразной форме центральной части, приближающиеся к болотам Балтийской провинции (Кургальский п-ов), или языки болота, наползающие на прилегающие к нему минеральные склоны (Большой Березовый о-в).

География. Ассоциация является одной из самых распространенных на болотах таежной зоны Европейской России. Ее сообщества нами встречены в Ленинградской, Вологодской, Архангельской, Псковской, Новгородской, Тверской областях, в Республике Коми.

Синсистематика. Ассоциация представлена 277 описаниями, выполненными в широком географическом диапазоне, что позволило выделить в ее составе значительное число внутриассоциационных единиц. Она делится на 3 субассоциации: callunetosum vulgaris, chamaedaphne-callunetosum vulgaris и chamaedaphnetosum calyculatae.

Субасс. callunetosum vulgaris subass. nov. (табл. 4, 2.1, типовое описание «а») диагностируется очень обильным *Calluna vulgaris* и низкорослой болотной сосной, образующей густой ярус. Важным диагностическим признаком является отсутствие *Chamaedaphne calyculata*. Сообщества субассоциации описаны на болотах Большого Березового о-ва, находящегося в Финском заливе. Они располагаются как на грядах и кочках верховых болот, так и целиком покрывают поверхность ряда из них. Кустарничковый ярус в этих сообществах очень густой, главными его образователями служат *Calluna vulgaris* и *Empetrum nigrum*. Проективное покрытие (ПП) вереска обычно 40, в ряде сообществ достигает 60 %. Густой ярус низкой сосны делает верховые болота острова внешне похожими на лесопосадки на песчаных поч-

ТАБЛИЦА 4

Сообщества союза Sphagnion magellanici на болотах Европейской России

Ассоциация	1	2													3	A	B	C
Субассоциация		1			2					3								
Вариант		1	2		1		2			1			2					
Субвариант					1	2	1	2		1	2	3						
Число описаний	26	7	а	11	9	29	15	б	44	29	18	43	в	72	16	6	6	3
Д. в. класса Oxycocco—Sphagnetea																		
Eriophorum vaginatum	V2	V+	+	V1	V1	V2	V1	15	V2	V1	V1	V1	10	V2	V2	V1	V	V1
Andromeda polifolia	V1	V1	+	V1	V+	V1	V2	1	V1	V2	V3	V2	5	V2	V3	V2	V	V2
Rubus chamaemorus	IV1	V2	20	V2	V2	V2	V2	1	V2	V2	V2	V2	1	V2	IV2	V2	I	
Drosera rotundifolia	IV+	V+	+	IV+	III+	V+	III+	1	IV+	III+	V+	III+		IV+	IV1	III+	V	IV+
Sphagnum angustifolium	IIII	IV2	25	V3	III	V3	V3	20	V3	V2	V3	V3	10	V3	IV2	V1	IV	IIII
S. fuscum	V2	V5	45	V4	V4	V5	V4	60	V5	V5	V5	V5	85	V5	IV3	V5	V	IV3
Д. в. порядка Sphagnetalia magellanici																		
Oxycoccus microcarpus	III+	V+	1	V+	IV+	IV+	V+	+	IV1	V1	IV+	IV1	1	IV+	II+	V+	IV	II+
Ledum palustre	III+	V1	10	V1	IV1	V1	IV1	1	IV+	IV1	IV+	IV1	1	IV1		IV+		II+
Polytrichum strictum	I+	III+		I+	IIII	II+	IIII	1	IV1	IIII	IIII	IIII		IIII	I+		III	
Д. в. союза Sphagnion magellanici																		
Sphagnum magellanicum	IIII	IV2	25	V3	II	IV2	V3	15	IV2	IV2	IV2	V2	5	V2	IV2	III+	II	V4
Oxycoccus palustris	IV1	V1	5	V1	V+	V1	V1	10	V1	V1	V1	V1	+	V1	V1	V+	V	V+
Empetrum nirgum	IV1	V2	5	V2	V2	V2	V2	1	V2	IV2	V1	V2	3	IV1	II+		V	
Pinus sylvestris н. б. ф.	IV1	V4	45	V4	V2	V2	V2	10	V2	IIII	IIII	IV2		IIII	II+			
Chamaedaphne calyculata	II+				V1	V1	V1	10	V1	V2	V2	V2	1	V1	V1	V+		IV3
Д. в. асс. Empetro—Sphagnetum rubelli																		
Sphagnum rubellum	V3	IIII		+.1		IIII	++	+	II+	++	III	r+		IIII	II	III+	II	V3

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Ассоциация	1	2													3	A	B	C
Субассоциация		1			2					3								
Вариант		1	2		1		2			1			2					
Субвариант					1	2	1	2		1	2	3						
Число описаний	26	7	а	11	9	29	15	6	44	29	18	43	в	72	16	6	6	3
Д. в. асс. Andromedo polifolii—Sphagnetum fusci-magellanici																		
Scheuchzeria palustris	I+			++	I+				++	I+	II+	I+		I+	IV+	I+		IV+
Carex limosa										I+	I+			r+	III+			II+
Rhynchospora alba	II+								r+		++			r+	II+	I+		
Drosera anglica	++													r+	II+			IV+
Sphagnum balticum	III				I+	II			+.1		III			II	II2		I	V3
Д. в. субасс. Ledo—Sphagnetum fusci callunetosum vulgaris и chamaedaphne-callunetosum vulgaris																		
Calluna vulgaris	IV2	V4	40	V4	V2	V3	V2	15	V2							V+	I	
Д. в. вар. Cladonia rangiferina																		
Cladonia rangiferina	II+	V1		I+	V2	V1	I+		r+	I+	I+	r+		I+				
C. arbuscula	II+	IIII		++	IIII	III			r+	++		r+		r+				
C. stellaris	II+	III+			V2	II+				r+		r+		r+				
Д. в. субвар. Vaccinium uliginosum																		
Vaccinium uliginosum	++	IIII		II+	V1	I+	II+		II+	V1		V1			++		III	
V. vitis-idaea	r+				II+		++			I+		r+						
V. myrtillus					I+					I+								
Cetraria islandica					IIII							r+		r+				
Sphagnum capillifolium		II	5	++	IIII	++	+.1		r+	I+		r+		++	++			
Pleurozium schreberi	++				IV2	IIII	II		I+	III	II+	I+		++				
Mylia anomala	++				IIII	++			r+	++	I+	++		I+	++	III+	II	II+

Д. в. субвар. Betula nana																		
Betula nana	II+	II+		II+	III	IIII	VI			VI	VI				I+		II	
Прочие виды																		
Aulacomnium palustre	II+	I+	+	I+	I+	I+	I+		II+	I+	II+	I+		++				
Carex pauciflora				++	II+	++	I+		I+	III+	III	II+		II+	III+		IV	
Pinus sylvestris (выс. 3—6 м)		IIII		III+			++		r+		I+	I+		++				
Betula pubescens н. б. ф.	II+	II+	+	III+		++	I+		I+	I+	I+	++		++				
Sphagnum russowii			5	++	I+	++			r+			r+		r+				
Dicranum polysetum		I+			II+	II+	II		r+		++	r+		r+				
D. scoparium					III	++												
Melampyrum pratense					I+		++		++	I+		III+		I+	++			
Cladonia pyxidata					II+	r+			r+	r+		r+						
Pohlia nutans					I+	r+			++	r+				r+				
Sphagnum papillosum									r+									IVI

Примечание. Ассоциации: 1 — Empetro—Sphagnetum rubelli, 2 — Ledo—Sphagnetum fusci, 2.1 — субасс. callunetosum vulgaris, 2.1.1 — вар. Cladonia rangiferina, а — типовое описание субасс; 2.1.2 — вар. typicum; 2.2 — субасс. chamaedaphne-callunetosum vulgaris, 2.2.1 — вар. Cladonia rangiferina, 2.2.1.1 — субвар. Vaccinium uliginosum, 2.2.1.2 — субвар. typicum, 2.2.2 — вар. typicum, 2.2.2.1 — субвар. Betula nana, 2.2.2.2 — субвар. typicum, б — типовое описание субасс., 2.3 — субасс. chamaedaphnetosum calyculati, 2.3.1 — вар. Betula nana + Vaccinium uliginosum, 2.3.1.1 — субвар. typicum, 2.3.1.2 — субвар. Betula nana, 2.3.1.3 — субвар. Vaccinium uliginosum, 2.3.2 — вар. typicum, в — типовое описание субасс., 3 — Andromedo polifolii—Sphagnetum fusci-magellanici.

В столбцах а—в приведены типовые описания субассоциаций с проективным покрытием видов в процентах (а — оп. 35 от 18.06.2002; б — оп. 54 от 20.07.1977; в — оп. 222 от 12.09.1985). В конце таблицы в столбцах А—С даны для сравнения следующие синтаксоны: А — Асс. Andromeda polifolia—Sphagnum fuscum Богдановская-Гиенэф 1928; В — Andromeda—Sphagnum fuscum Weissmoore Eurola 1962; С — Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum Богдановская-Гиенэф 1928.

вах. Субассоциация в свою очередь подразделяется на варианты Cladonia arbuscula (табл. 3, 2.1.1) и typicum (табл. 3, 2.1.2). Дифференцирующиеся по признаку участия лишайников в образовании напочвенного покрова. Вариант Cladonia arbuscula, представленный 7 описаниями, приурочен в основном к грядам наиболее зрелых болот, расположенных в центральной части острова. ПП лишайников не велико, порядка 5—15 %. Признакам этого варианта соответствуют: Calluna—Sphagnum fuscum—Cladonia reisenmoor Eurola 1962; acc. Calluna—Cladonia—Sphagnum fuscum Sjors 1948; acc. Calluna vulgaris—Sphagnum fuscum Osvald 1923. Сообщества второго варианта, описанные 11 раз, занимают поверхность верховых болот со слабо выраженным микрорельефом.

Субасс. Chamaedaphne—callunetosum vulgaris subass. nov. (табл. 3, 2.2, типовое описание «б») диагностируется наличием в составе сообществ *Calluna vulgaris* и *Chamaedaphne calyculata*. Представлена 97 описаниями. Ее сообщества встречены в западной части, к западу от р. Волхов Ленинградской обл., в Псковской обл. и в Архангельской обл. в части, примыкающей к побережью Белого моря. По признаку участия лишайников в напочвенном покрове также делится на 2 варианта:

Cladonia arbuscula (табл. 3, 2.2.1) и typicum (табл. 3, 2.2.2). Вариант Cladonia arbuscula подразделен на 2 субварианта: Vaccinium uliginosum (табл. 3, 2.2.1.1) и typicum (табл. 3, 2.2.1.2). Первый диагностируется *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Pleurozium schreberi*, *Cetraria islandica*, *Sphagnum capillifolium*, т. е. той группой видов, что характеризует союз Oxycocco—Empetrion hermaphroditi. Сообщества субварианта являются переходными между ассоциациями Ledo—Sphagnetum fusci и Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci. Они описаны в Холмогорском (5 раз), на болотах левобережья Северной Двины и Приморском (4), восточнее Северной Двины, районах Архангельской обл. Доля лишайников в напочвенном покрове велика, часто их покрытие достигает 50 %. Из сфагновых мхов здесь представлен практически один *Sphagnum fuscum*. В отличие от сообществ Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci здесь постоянно встречается сосна, но яруса как такового не формирует, ее покрытие не превышает 10 %. Субвариант typicum включает сообщества с постоянным присутствием лишайников в моховом покрове, но без видов вышеперечисленной группы. При этом роль лишайников в мохово-лишайниковом ярусе весьма скромная, их ПП варьирует от 1 до 15 %, как правило, оно меньше 10 %. Для сообществ субварианта характерно присутствие в небольшом количестве в моховом ярусе *Sphagnum rubellum*. Они распространены на болотах западной части Ленинградской обл., расположенных на небольшом удалении от побережья Финского залива. Типичный вариант, в моховом ярусе сообществ которого нет лишайников, также подразделен на 2 субварианта: Betula nana (табл. 3, 2.2.2.1) и typicum (табл. 3, 2.2.2.2). Дифференцируются они по признаку присутствия *Betula nana*. Субвариант Betula nana включает 15 описаний, бóльшая часть которых выполнена на болотах Карельского перешейка. Его аналогом являются ассоциации Betula nana—Sphagnum fuscum Богдановская-Гиенэф 1928 и Calluna vulgaris—Sphagnum fuscum тип «с обилием *Rubus chamaemorus*» Богдановская-Гиенэф 1928. К типичному субварианту отнесены 44 описания, эти сообщества встречаются по всей территории западной половины Ленинградской обл. Признакам этого субварианта полностью отвечают ассоциации Andromeda polifolia—Sphagnum fuscum Богдановская-Гиенэф 1928 (табл. 4, А) и Eriophorum vaginatum—Sphagnum fuscum Богдановская-Гиенэф 1928.

Субасс. chamaedaphnetosum calyculatae subass. nov. (табл. 4, 2.3, типовое описание «в») диагностируется отсутствием *Calluna vulgaris* и постоянным присутствием *Chamaedaphne calyculata*. К ней относятся сообщества ассоциации, встречающиеся на большей части территории России. Представлена 162 описаниями. В ее составе выделены 2 варианта: Betulo nana—Vaccinium uliginosum (табл. 4, 2.3.1) и typicum (табл. 4, 2.3.2). Последний диагностируется отсутствием в составе сообществ *Vaccinium uliginosum* и *Betula nana*. Его сообщества были описаны нами наиболее часто (72 раза). Они распространены в восточной части Ленинградской, в Новгородской, Архангельской, Вологодской областях, в Республике Коми. Кроме отсутствия 2 вышеназванных видов, отличительным признаком сообществ варианта является содоминирование в моховом ярусе наряду *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum* и *S. angustifolium*. Вариант Betulo nana—Vaccinium uliginosum диагностируется присутствием в составе сообществ этих 2 видов. Он подразделен на 3 субварианта. К типичному субварианту (табл. 4, 2.3.1.1) отнесены сообщества, в составе которых отмечены оба диагностических вида варианта. Для них не свойствен ярус из низкой сосны. Травяно-кустарничковый ярус густой и в нем всегда выражены как минимум 2 подъяруса. Верхний подъярус образуют *Vaccinium uliginosum*, *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, в ряде сообществ — *Ledum palustre*. В нижнем преобладают *Empetrum nigrum* и *Rubus chamaemorus*. Субвариант характерен для болот средней тайги. Его сообщества описаны в Архангельской обл., в Республике Коми. На территории Ленинградской обл. они встречены на болотах Вепсовской возвышенности. В их составе встречаются виды, свойственные асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci. Сообщества, отвечающие признакам этого варианта, распространены и в Карелии (Кузнецов, 2005 : 28). Сообщества субварианта Betula nana (табл. 4, 2.3.1.2) также встречены большей частью в пределах подзоны средней тайги. Субвариант Vaccinium uliginosum (табл. 4, 2.3.1.3) имеет не столь четкую зональную приуроченность, встречаясь и в подзоне южной тайги. Заметно, что он более свойственен болотам восточной части Европейской России. Его сообщества описаны вблизи восточной границы Ленинградской обл. и в регионах, лежащих к востоку от нее.

Для этой ассоциации нами также пересмотрены внутриассоциационные единицы, предложенные Боч (1990). Субасс. betuletosum nanae низведена до ранга варианта, сообщества которого попадают в состав субассоциаций chamaedaphne-callunetosum vulgaris и chamaedaphnetosum calyculatae, между этими же субассоциациями распределены и сообщества, относимые ею к типичной субассоциации, от выделения которой мы отказались.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества ассоциации чаще всего образуют комплекс с занимающими мочажины сообществами асс. Caricetum limosae (чаще фации Scheuchzeria palustris) (38 %), Eriophoro vaginati—Sphagnetum baltici (31 %). С пушицевыми сообществами чаще соседствуют те, что относятся к субасс. chamaedaphne-callunetosum vulgaris (43 %), с шейхцериевыми — к субасс. chamaedaphnetosum calyculatae (42 %). Достаточно часто сообщества ассоциации образуют комплекс с сообществами ковров асс. Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii (18 %), при этом чаще всего в нем встречаются те, что относятся к подварианту Vaccinium uliginosum субасс. chamaedaphnetosum calyculatae (43 %). Это объясняется тем, что сообщества ассоциации располагаются в окраинном комплексе в основном на болотах восточной части региона, где наиболее распространены относящиеся к этому подварианту. Бóльшая часть сообществ субасс. callunetosum vulgaris располагается на участках с невыраженным микрорельефом, там же, где занимают гряды, обычно образуют комплекс с сообществами асс. Eriophoro vaginati—Sphagnetum baltici. Ассоциация характерна для центральной части верховых болот, но в восточных районах часто встречается по всей площади болот.

6. Асс. Andromedo (polifolii)—Sphagnetum fusci-magellanici Богдановская-Гиенэф 1928 (табл. 2, 8; табл. 4, 3; табл. 5, 3)

Номенклатурный тип: Andromeda polifolia—Sphagnum magellanicum Богдановская-Гиенэф 1928 (табл. 4, С).

Диагностические виды: *Andromeda polifolia* (d), *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*. Диагностическими признаками ассоциации является отсутствие сосны болотных форм, *Ledum palustre*, редкая встречаемость и с небольшим значением ПП *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Betula nana*. Так же, как постоянное присутствие в составе ее сообществ наряду с типичным набором видов Sphagnion magellanici, не свойственных ему: *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Drosera anglica*, *Sphagnum balticum*. Этим сообщества ассоциации отличаются от относящихся к ассоциациям Ledo—Sphagnetum fusci и Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici. От асс. Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii отличается доминантами мохового яруса и присутствием группы вышеперечисленных мочажинных видов (табл. 5).

Морфология. Ярусное строение сообществ ассоциации отличается простотой. Наряду с сомкнутым моховым ярусом, в образовании которого вместе с *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. angustifolium* (содоминант) в ряде сообщеетв в роли содоминанта участвует *S. balticum*, имеется лишь низкий травяно-кустарничковый ярус, который слагают *Andromeda polifolia* и *Rubus chamaemorus*. Высокие кустарнички в этих сообществах либо отсутствуют, либо произрастают в очень небольшом количестве и подъяруса не образуют. Встречающиеся здесь виды мочажинных трав также представлены в очень небольшом количестве. Ярус из подбела и морошки отличается достаточно высокой сомкнутостью, общее его покрытие достигает 30—40 %.

Экология. Сообщества ассоциации встречаются на низких, высотой 0.1—0.15 м, но иногда широких грядах, свойственных регрессивному комплексу. Уровень воды располагается на глубине 0.1—0.2 м. Подстилаются они мощным слоем торфяной залежи.

География. Сообщества ассоциации встречены в широком географическом диапазоне. Они описаны в Хвойнинском и Валдайском районах Новгородской обл., в Бокситогорском, Тихвинском и Подпорожском районах Ленинградской обл., Каргопольском и Плисецком районах Архангельской обл.

Синсистематика. Ассоциация представлена 16 описаниями. Состав описанных сообществ не дает оснований для выделения внутриассоциационных единиц. Ассоциацию можно лишь подразделить на 2 фации по признаку доминирования в моховом ярусе: Sphagnum magellanicum и Sphagnum fuscum, насчитывающие по 8 описаний каждая. Фации Sphagnum fuscum очень близок тип Andromeda—Sphagnum fuscum Weissmoore Eurola 1962, но там постоянством отличаются несвойственные асс. *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Polytrichum strictum* (табл. 4, В). По видовому составу и характеру экотопа ассоциация близка к европейской Sphagnetum magellanici и в известном смысле является викарирующей по отношению к ней. Главным отличием является присутствие *Chamaedaphne calyculata*, доминирование *Sphagnum fuscum*, отсутствие *Calluna vulgaris*, *Sphagnum rubellum*, *S. tenellum*, *Polytrichum strictum*.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества ассоциации располагаются в грядово-мочажинно-озерковом или регрессивном комплексах, которые находятся, как правило, в центральной части массивов. Исключения представляют болота с эксцентрически смещенным грядо-

ТАБЛИЦА 5

Сообщества союза Sphagnion magellanici на болотах Европейской России

Ассоциация	1						2		3			4		А	Б	В	Г	Д
Субассоциация	1		2									1	2					
Вариант			1		2													
Субвариант	1	2	1	2	1	2												
Число описаний	13	15	29	54	7	41	39	а	16	б	в	3	2	6	8	12	59	12
Д. в. класса Oxycocco—Sphagnetea																		
Eriophorum vaginatum	V2	V2	V2	V2	V2	V2	V2	10	V2	20	10	3^3	2^2	V	V	V	V	V
Andromeda polifolia	V1	V1	V2	V2	V2	V1	V2	12	V3	10	20	3^1	2^1	V	III	III	IV	V1
Drosera rotundifolia	IV+	IV+	III+	IV+	III+	III+	II+		IV1	+		2^+	1^+	V	V	III	III	II
Sphagnum angustifolium	V4	V3	V4	V4	V4	V4	V5	70	IV2	5				V	IV	V	II	
S. fuscum	V2	V2	V2	III2	III2	III	III		IV3	5	95						+	II
Д. в. порядка Sphagnetalia magellanici																		
Ledum palustre	V1	IV1	III+	II+	IV2	II+	++										I	
Oxycoccus microcarpus	IV+	IV+	II+	I+	II+	++			II+	+							+	I
Polytrichum strictum	IV1	V2	V2	V2	III2	IV3	++		I+			1^1		I	1	IV	IV	II
Д. в. союза Sphagnion magellanici																		
Oxycoccus palustris	V1	V1	V1	V1	V1	V1	V1	5	V1	+	1	3^+	2^1	V	V	V	V	IV
Sphagnum magellanicum	V4	V4	V4	V4	V4	V4	V3	25	IV2	70		3^5	2^5	V	V	V	V	V4
Chamaedaphne calyculata	IV1	V2	V2	V2	V1	V2	V1	+	V1	1	1							
Д. в. субасс. Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici callunetosum vulgaris																		
Calluna vulgaris	V3	V1					++					3^2			III	II	V	V3

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Ассоциация	1						2		3			4		А	Б	В	Г	Д
Субассоциация	1		2									1	2					
Вариант			1		2													
Субвариант	1	2	1	2	1	2												
Число описаний	13	15	29	54	7	41	39	а	16	б	в	3	2	6	8	12	59	12
Д. в. вар. Empetrum nigrum																		
Empetrum nirgum	VI	IV2	V2	IV2			III+	3	II+	+		I^{+}	I^{+}			II	I	III
Rubus chamaemorus	V2	IV2	IV2	IV2			VI	2	IV2		I5	2^{+}					+	I
Д. в. субвар. Pinus sylvestris																		
Pinus sylvestris н. б. ф.	V3	IVI	V3	III+	V3	IIII	I+		II+					II			I	I
Д. в. асс. Andromedo polifolii—Sphagnetum fusci-magellanici																		
Scheuchzeria palustris	++	I+	I+	II+	II+	I+	I+		IV+	+	+		I^{1}	V			+	
Sphagnum balticum	++	++	r+	++		r+			II2	I5			2^{2}				+	I
Carex limosa		++	I+	r+	I+	I+	++		III+				I^{1}	III				
Drosera anglica				r+					II+		+	I^{+}					+	+
Д. в. асс. Sphagnetum magellanici																		
Sphagnum rubellum	++	I+		r+	I+				II			3^{+}	I^{1}	V	IV	IV	III	V2
S. tenellum												3^{2}			III		+	I
Rhynchospora alba				r+	I+				II+			2^{2}			V		+	+
Прочие виды																		
Vaccinium uliginosum	III+	II+	II+	II+	II+	II	I+		++						III	+	I	
Betula nana	IIII	++	I+	III	IIII	III	I+		I+									

Pleurozium schreberi	++	++	II+	II+	++												+	I
Aulacomnium palustre	II+	III	I+	I+	I+	I+											III	I
Carex pauciflora	II+	++	III+	II+	IIII	I+	II+		III+	+				IV	II	II	IV	
Melampyrum pratense			IV+	++	I+	++	II+	I	++							+		
Betula pubescens н. б. ф.	++	III+	I+	II+		II+												
Sphagnum fallax	++			+.1		II	+.1										+	III
Baeothryon cespitosum				r+								I^{1}						
Mylia anomala				r+					++			I^{+}			II		III	I
Sphagnum cuspidatum												I^{+}	I^{+}		II		+	
Eriophorum polystachion	I+	++		r+		++												I
Carex rostrata		++	++	I+		I+	r+										+	

Примечание. Ассоциации: 1 — Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici, 1.1 — субасс. callunetosum vulgaris, 1.2 — субасс. chamaedaphnetosum calyculati, 1.2.1 — вар. Empetrum nigrum, 1.2.2 — вар. typicum, 1.1.1, 1.2.1.1, 1.2.2.1 — субвар. Pinus sylvestris, 1.1.2, 1.2.1.2, 1.2.2.2 — субвар. typicum, 2 — Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii, а — типовое описание, 3 — Andromedo polifolii—Sphagnetum fusci-magellanici, б и в — типовые описания, 4 — Sphagnetum magellanici, 4.1 — субасс. typicum, 4.2 — субасс. scheuchzerietum palustris.

В столбцах а—в приведены типовые описания субассоциаций с проективным покрытием видов в процентах (а — оп. 151 от 27.07.2001, б — оп. 217 от 18.08.1979, в — оп. 299 от 14.09.2005). В конце таблицы в столбцах А—Д даны для сравнения следующие синтаксоны: А — Sphagnetum magellanici scheuchzerietum palustris ombrotraphente variante Dierssen, Dierssen 1984, Б — Sphagnetum magellanici Rhynchosporetum albae ombrotraphente variante Dierssen, Dierssen 1984, В — Sphagnetum magellanici typicum ombrotraphente variante Dierssen 1984, Г — Sphagnetum magellanici typicum Белявичене 1991, Д — Sphagnetum magellanici typicum Напреенко 2002.

во-мочажинным комплексом (ГМК). Половина из описанных сообществ ассоциации образует комплекс с теми, что относятся к асс. Caricetum limosae, причем бóльшая их часть представляет фацию Scheuchzeria palustris. На втором месте находятся сообщества руоппо — асс. Hepatico—Rhynchosporetum albae (32 %). Значительно реже комплекс с сообществами этой ассоциации образуют сообщества асс. Sphagno—Rhynchosporetum albae. В комплекс иногда входят и сообщества высоких гряд или кочек ассоциаций Ledo—Sphagnetum fusci и Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici.

7. Асс. Empetro—Sphagnetum rubellii Osvald 1925
(табл. 2, 6; табл. 4, 1)

Номенклатурный тип: Empetrum nigrum—Sphagnum rubellum Osvald 1925.

Диагностические виды: *Sphagnum rubellum* (d), *S. fuscum*, *Empetrum nigrum*, *Rubus chamaemorus*.

Ассоциация была подробно рассмотрена нами ранее (Смагин, Напреенко, 2003). Напомним здесь лишь состав внутриассоциационных синтаксонов: 7.1. субасс. callunetosum vulgaris; 7.1.1. вар. typicum; 7.1.2. вар. Rhynchospora alba; 7.2. субасс. chamaedaphnetosum calyculata; 7.2.1. вар. typicum; 7.2.2. вар. Scheuchzeria palustris.

8. Асс. Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici Богдановская-Гиенэф 1928
(табл. 2, 7; табл. 5, 1)

Номенклатурный тип: Ericacea—Sphagnum magellanicum Bogdanowskaya-Guiheneuf 1928.

Диагностические виды: *Sphagnum magellanicum* (d), *Chamaedaphne calyculata*, *Polytrichum strictum*.

Морфология. Для сообществ ассоциации характерно двухъярусное строение. Травяно-кустарничковый ярус, как правило, имеет 2 подъяруса: верхний, где доминируют *Chamaedaphne calyculata* и *Eriophorum vaginatum*, и нижний, в котором преобладают *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*. Моховой ярус часто также имеет 2 подъяруса: сомкнутый нижний образует *Sphagnum magellanicum*, обычно при содоминировании *S. angustifolium*, верхний — *Polytrichum strictum*. В ряде сообществ имеется ярус из сосны болотных форм.

Экология. Наиболее типичным местообитанием сообществ ассоциации являются кочки, расположенные в окраинном ковроно-кочковатом комплексе верховых болот. Иногда они располагаются и посреди ковров, занятых олигомезотрофными осоково-сфагновыми сообществами. На грядах верховых болот они располагаются в южной половине подзоны южной тайги и в хвойно-широколиственной зоне. В основном описания этой ассоциации на грядах нами выполнены в Тверской, Новгородской, Костромской, Ивановской областях и в южной части Республики Коми. На грядах сообщества ассоциации встречаются и в юго-западной части Ленинградской обл., на Мшинском болоте, на болотах южного побережья Финского залива. В подзоне северной тайги в Западной Сибири они также встречены на грядах, но на участках не верхового, а переходного болота, в гетеротрофном комплексе, характерном для приозерных и приречных участков огромных болотных систем. Эти гряды составляют комплекс с мезотрофными осоково-сфагновыми топями.

География. Ассоциация описана нами в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Вологодской, Архангельской, Тверской, Костромской, Ивановской областях и в Республике Коми. Ее описания сделаны и в Сургутском полесье. Она распространена почти по всей таежной и хвойно-широколиственной зоне Европейской России. Исключением являются Кольский п-ов, Соловецкие острова, по крайней мере ряд островов Финского залива, в частности Большой Березовый о-в, где она встречена буквально в виде единственного сообщества и не на верховом болоте, а на мезотрофной сплавине заболачивающегося озера.

Синсистематика. Ассоциация представлена 159 описаниями. Она подразделена на 2 субассоциации: callunetosum vulgaris и chamaedaphnetosum calyculatae (typicum), дифференцирующиеся по присутствию в составе сообществ *Calluna vulgaris*. Субасс. chamaedaphnetosum calyculatae подразделена на 2 варианта: Empetrum nigrum и typicum. Дифференцирующим признаком вариантов служит присутствие в составе сообществ *Empetrum nigrum* и *Rubus chamaemorus*. Каждый из вариантов и субасс. callunetosum vulgaris, представленная лишь одним вариантом Empetrum nigrum, делятся по признаку наличия или отсутствия яруса из низкорослой болотной сосны на 2 субварианта: Pinus sylvestris и typicum.

Субасс. callunetosum vulgaris Boch 1990 (табл. 5; 1.1) представлена 28 описаниями, сделанными в западной части Ленинградской обл. К субварианту Pinus sylvestris (табл. 5, 1.1.1) отнесено 13 описаний, бóльшая часть которых выполнена на территории Кингисеппского р-на (Кургальского п-ва). Семь сообществ встречено на грядах, 5 — на кочках и 1 занимало широкую прибрежную полосу грядово-мочажинного болота. Типичный субвариант (табл. 5, 1.1.2) включает 15 описаний, 6 из описанных сообществ располагались на грядах и 9 на кочках. На грядах описания выполнялись в юго-западной части Ленинградской обл., по большей части на Мшинском болоте.

Субасс. chamaedaphnetosum calyculatae (typicum Boch 1990) (табл. 5, 1.2) представлена 131 описанием. Они выполнены во всех областях Северо-Запада, в Архангельской, Вологодской, Тверской, Костромской и Ивановской областях, в Республике Коми, а также на болотах Сургутского полесья в Западной Сибири. К варианту Empetrum nigrum (табл. 5, 1.2.1) отнесено 83 описания. Они сделаны на болотах всех из перечисленных регионов за исключением Ивановской и Костромской областей. Субвариант Pinus sylvestris (табл. 5, 1.2.1.1) включает 29 описаний. Типичным местообитанием этих сообществ являются кочки (17 описаний). Особенно характерна эта экотопическая приуроченность для северной половины лесной зоны Европейской России. Так, на территории Ленинградской обл. 12 из 14 описанных сообществ субварианта располагались на кочках и лишь 2 (в Бокситогорском р-не) были встречены на грядах. Всего на грядах описано 12 сообществ, из них 5 в Новгородской, 4 в Тверской и 1 в Псковской областях, т. е. преимущественно в южной части рассматриваемого региона. К типичному субварианту (табл. 5, 1.2.1.2) отнесено 54 описания, подавляющая часть которых сделана на кочках. Его сообщества располагаются на грядах болот Сургутского полесья, но на участках не верховых, а гетеротрофных болот, где олиготрофные сообщества гряд составляют комплекс с мезотрофными осоково-сфагновыми сообществами топей. Типичный вариант (табл. 5, 1.2.2), включающий 48 описаний, представлен на болотах всех без исключения названных областей, но в Костромской и Ивановской областях к нему относятся все выполненные описания ассоциации. К субварианту Pinus sylvestris (табл. 5, 1.2.2.1) отнесено 7 описаний. Они располагаются на грядах болот Ивановской обл., изредка встречаются на кочках в более северных областях. Сообщества типичного субварианта (табл. 5, 1.2.2.2) по большей части описаны на кочках, на грядах они отмечены в Костромской обл., в южной части Республики Коми.

В синтаксономию ассоциации, предложенную Боч (1990), внесены небольшие изменения. Пришлось отказаться от выделения субасс. betuletosum nanae, так как в распространении сообществ, в которых отмечена березка, не прослеживается четкой географической приуроченности. Чаще ее присутствие обусловлено влиянием осушительной мелиорации.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Чаще всего сообщества ассоциации занимают кочки в окраинном кочковато-ковровом комплексе, располагаются также и на грядах в ГМК. Сообщества субасс. callunetosum vulgaris, значительная часть которых располагается на грядах, обычно образуют комплекс с сообществами типичных мочажинных ассоциаций. Чаще всего (50 %) это асс. Eriophoro vaginati—Sphagnetum baltici. Сообщества типичного варианта встречены и в гетеротрофном комплексе, где ковры заняты асс. Caricetum rostratae. Мочажинные ассоциации Caricetum limosae (фация Scheuchzeria palustris) (28 %) и Eriophoro vaginati—Sphagnetum baltici (24) чаще всего образуют комплекс и с сообществами субасс. chamaedaphnetosum calyculatae. Каждое пятое из описанных сообществ этой субассоциации располагаются на кочках посреди окраинных или проистровных, олигомезотрофных или мезотрофных осоково-сфагновых ковров и топей, образуя комплекс с ценозами, относящимися к ассоциациям Caricetum rostratae и Menyantho—Sphagnetum fallacis.

9. Асс. Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii Богдановская-Гиенэф 1928 (табл. 2, 9; табл. 5, 2)

Номенклатурный тип: Eriophorum vaginatum—Sphagnum angustifolium Bogdanowskaya-Guiheneuf 1928.

Диагностические виды: *Eriophorum vaginatum* (d), *Sphagnum angustifolium* (d), *S. magellanicum*, *Rubus chamaemorus*. Диагностическим признаком ассоциации также является отсутствие в составе ее сообществ следующих видов, свойственных растительности класса Oxycocco—Sphagnetaa: *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Polytrichum strictum*, *Pinus sylvestris* (включая болотные формы). Отсутствуют в их составе и виды, свойственные мочажинам: *Scheuchzeria palustris*, *Rhynchospora alba*, *Carex limosa*, *Sphagnum balticum*. Не всякое сообщество, в котором доминируют *Eriophorum vaginatum* и *Sphagnum angustifolium*, относится к этой ассоциации, а лишь те, что отвечают перечисленным признакам.

Морфология. Для сообществ ассоциации характерно двухъярусное строение. Травяно-кустарничковый ярус мало сомкнутый, состоит из 1—2 подъярусов, верхний сложен *Eriophorum vaginatum*, нижний — *Andromeda polifolia*. Из высоких кустарничков постоянно встречается лишь *Chamaedaphne calyculata*, но, как правило, в количестве, недостаточном для роли содоминанта пушице. Почти во всех сообществах отмечен *Rubus chamaemorus*, достаточно часто встречается *Empetrum nigrum*, но оба имеют небольшое покрытие. Моховой ярус образует *Sphagnum angustifolium*, лишь очень редко вместо него в роли доминанта бывает отмечен *S. fallax*. Как постоянная примесь, изредка как содоминант, встречается *S. magellanicum*. *Sphagnum fuscum* встречается нечасто и лишь как примесь.

Экология. Сообщества ассоциации располагаются на ковровых участках в окраинном комплексе грядово-ковровом или кочковато-ковровом. Уровень внутризалежных вод лежит на глубине порядка 0.2 м.

География. Ассоциация широко распространена на верховых болотах таежной зоны Европейской России. Описания ее сообществ были выполнены по всей территории Ленинградской, в Новгородской, Псковской и Архангельской областях.

Синсистематика. Ассоциация представлена 39 описаниями. Внутриассоциационных единиц в ней не выделено. Возможно выделение субассоциации с вереском, характерной для западных районов, фации типичной и с доминированием *Sphagnum fallax*, но отвечающих их признакам описаний до сих пор выполнено мало. Соответственно 3 и 2, поэтому до накопления дополнительного материала от этого воздержимся.

Положение в горизонтальной структуре растительного покрова. Сообщества ассоциации располагаются на коврах грядово-коврового и кочковато-коврового окраинного комплекса, где соседствуют с сообществами ассоциаций Ledo—Sphagnetum fusci (60 %) и Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici (40 %). При этом обе ассоциации представлены в основном восточной субасс. chamaedaphnetosum calyculatae, на долю которой приходится 67 и 90 % от всех отмеченных в этом комплексе сообществ. Из этого видно, что ассоциация более характерна для болот восточной части рассматриваемого региона, для которых свойственны пологие, относительно сухие краевые части, лишенные лесного кольца и пояса периферийных мезотрофных сообществ.

10. Асс. Sphagnetum magellanici Kästn. et Flöss. 1933
(табл. 2, 10; табл. 5, 4)

Диагностические виды: *Sphagnum magellanicum* (d), *S. rubellum*, *S. tenellum*, *Rhynchospora alba*; *Calluna vulgaris*. Диагностическим признаком ассоциации является и отсутствие в составе ее сообществ следующих видов: *Chamaedaphne calyculata*, *Sphagnum angustifolium*, *S. fuscum*, *Ledum palustre*. Впрочем, это верно для основного ареала ассоциации, охватывающего болота побережья Балтийского моря. В сообществах ассоциации на болотах Шварцвальда (Dierssen, Dierssen, 1984) постоянно встречается *Sphagnum angustifolium*.

Ассоциация для болот европейской части России не характерна, за исключением калининградского анклава. Она свойственна болотам европейских стран, прилегающих к побережью Балтийского моря. В нашей базе данных болотной растительности имеются только 3 описания ее сообществ (табл. 5, 4.1), сделанные в Литве (2) и Эстонии (1). В Литве они занимали обширные участки на центральном плато, в Эстонии располагались в мочажине. Для них характерен травяно-кустарничковый ярус разной сомкнутости, состоящий из *Calluna vulgaris*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*. Моховой ярус образован *Sphagnum magellanicum* с примесью *S. tenellum*. На Мшинском болоте, расположенном в юго-западной части Ленинградской обл., в мочажинах описано 2 сообщества (табл. 5, 4.2), почти соответствующих признакам этой ассоциации, в частности по экологическим характеристикам слагающих их видов, но несколько иного состава. Вместо *Rhynchospora alba* здесь произрастают *Scheuchzeria palustris* и *Carex limosa*, вместо *Sphagnum tenellum* — *S. balticum*. Но тем не менее их можно рассматривать в ранге отдельной субасс. scheuchzerietosum palustris, включающей сообщества ассоциации, находящиеся на восточном краю ареала и утратившие ряд своих диагностических видов. Сравнение с одноименной субассоциацией (табл. 5, 4.А), выделенной Dierssen и Dierssen (1984) на болотах Шварцвальда, показывает почти полное совпадение. Отличие заключается лишь в упомянутой замене *Sphagnum tenellum* на *S. balticum*. Оба описания выполнены в 1977 г. С тех пор при работе на многочисленных болотах таежной зоны России пополнить ими фитоценотеку не удалось. Однако эти сообщества встречаются на болотах южного побережья Финского залива (Богдановская-Гиенэф, 1928). Ею здесь описаны ассоциации Eriophorum vaginatum—

ТАБЛИЦА 6

Разногодичные изменения состава и ПП (%) видов на гряде грядо-мочажинного комплекса Полистовского болота

Виды	Год								
	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Pinus sylvestris	8	8	12	11	12	9	10	8	6
Eriophorum vaginatum	9	7	4	8	8	5	7	4	6
Calluna vulgaris	15	16	18	18	21	14	17	14	16
Rubus chamaemorus	11	10	9	12	8	5	7	10	9
Andromeda polifolia	1	3	2	4	1	3	3	2	2
Oxycoccus palustris	6	5	7	3	4	4	5	3	6
O. microcarpus	+	+	+	+	+	—	—	+	+
Melampyrum pratense	+	+	+	—	+	—	—	—	—
Chamaedaphne calyculata	2	3	3	2	3	4	4	2	2
Drosera rotundifolia	1	+	+	1	+	+	1	+	+
Scheuchzeria palustris	—	+	—	—	—	—	—	+	+
Ledum palustre	2	1	3	2	2	1	1	+	1
Schagnum angustifolium	11	10	15	14	14	23	18	20	24
S. magellanicum	3	8	21	8	8	10	11	3	6
S. rubellum	24	15	10	12	11	21	11	15	12
S. fuscum	54	63	45	61	62	41	56	55	53
Polytrichum strictum	—	—	+	+	+	—	—	+	+
Mylia anomala	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Cladonia rangiferina	2	+	—	+	—	—	—	—	+
Всего видов	16	17	16	17	16	13	13	16	17

Sphagnum magellanicum-balticum (5 описаний). Scheuchzeria palustris—Sphagnum magellanicum (2), Rhynchospora alba—Sphagnum magellanicum (1), сходные с имеющимися у нас описаниями. Ассоциация объединяет сообщества, которые утрачивают признаки порядка и класса и иллюстрируют континуум с сообществами класса Scheuchzerio—Caricetea nigrae. Она распространена в западной части ареала сообществ порядка, там, где происходит инверсия экологических амплитуд ряда болотных видов, в том числе Sphagnum magellanicum, произрастающего в более увлажненных местообитаниях.

Сообщества Oxycocco—Sphagnetea отличают стабильность и устойчивость. Сукцессии в них могут быть вызваны лишь экзогенными факторами, при этом будут иметь восстановительный характер. Естественные сукцессии, обусловленные эндогенезом, возможно наблюдать лишь в регрессивном комплексе. Большинство же сообществ класса столь стабильны, что в них лишь слабо проявляются даже погодичные флюктуации. Примером может служить сообщество асс. Ledo—Sphagnetum fusci, расположенное на грядах ГМК одного из массивов Полистовской болотной системы (Псковская обл.). На этом участке заложена пробная площадь для многолетнего мониторинга болотной растительности Полистовского заповедника. За проведенный начиная с 1998 г. девятилетний цикл наблюдений, включающий весьма контрастные по погодным условиям годы, состав сообществ сколько-нибудь заметных изменений не претерпел. Среднее значение проективного покрытия видов за разные годы наблюдений, определяемого в двадцатикратной повторности, приведено в табл. 6.

Продромус

Класс *OXYCOCCO—SPHAGNETEA*

Порядок *SPHAGNETALIA MAGELLANICI*

Союз Oxycocco—Empetrion hermaphroditi

1. Acc. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci; 1.1. субасс. Callunetosum vulgaris; 1.1.1. вар. Cladonia rangiferina; 1.1.1.1. субвар. Vaccinium vitis-idaea; 1.1.1.2. субвар. typicum: 1.1.2. вар. typicum; 1.2. субасс. chamaedaphnetosum calyculatae; 2. Acc. Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci. 3. Acc. Carici globularis—Betuletum nanae; 3.1. вар. Sphagnum capillifolium; 3.2. вар. Sphagnum angustifolium; 3.3. вар. Polytrichum commune; 4. Acc. Betulo nanae—Sphagnetum angustifolii; 4.1. субасс. chamaedaphnetosum calyculatae; 4.2. субасс. callunetosum vulgaris; 4.2.1. вар. Sphagnum angustifolium; 4.2.2. вар. Sphagnum russowii.

Союз Sphagnion magellanici

5. Acc. Ledo—Sphagnetum fusci; 5.1. субасс. calhunetosum vulgaris; 5.1.1. вар. Cladonia arbuscula; 5.1.2. вар. typicum; 5.2. субасс. chamaedaphne-callunetosum vulgaris; 5.2.1. вар. Cladonia; 5.2.1.1. субвар. Vaccinium uliginosum; 5.2.1.2. субвар. typicum; 5.2.2. вар. typicum; 5.2.2.1. субвар. Betula nana; 5.2.2.2. субвар. typicum; 5.3. субасс. chamaedaphnetosum calyculatae; 5.3.1. вар. Betula nana—Vaccinium uliginosum; 5.3.1.1. субвар. typicum; 5.3.1.2. субвар. Betula nana; 5.3.1.3. субвар. Vaccinium uliginosum; 5.3.2. вар. typicum; 6. Acc. Andromedo (polifolii)—Sphagnetum fusci-magellanici; 6.1. Фация Sphagnum fuscum; 6.2. Фация Sphagnum magellanicum; 7. Acc. Empetro—Sphagnetum rubellii; 7.1. субасс. callunetosum vulgaris; 7.1.1. вар. typicum; 7.1.2. вар. Rhynchospora alba; 7.2. субасс. chamaedaphnetosum calyculatae; 7.2.1. вар. typicum; 7.2.2. вар. Scheuchzeria palustris; 8. Acc. Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici; 8.1. субасс. callunetosum vulgaris; 8.1.1.1. субвар. Pinus sylvestris; 8.1.1.2. субвар. typicum; 8.2. субасс. chamaedaphnetosum calyculatae (typicum); 8.2.1. вар. Empetrum nigrum; 8.2.1.1. субвар. Pinus sylvestris; 8.2.1.2. субвар. typicum; 8.2.2. вар. typicum; 8.2.2.1. субвар. Pinus sylvestris; 8.2.2.2. субвар. typicum; 9. Acc. Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii; 10. Acc. Sphagnetum magellanici; 10.1. субасс. typicum; 10.2. субасс. scheuchzerietosum palustris.

Заключение

Центр ареала растительности класса Oxycocco—Sphagnetea на Евразиатском континенте находится на территории России, где верховыми олиготрофными болотами заняты большие площади на Русской равнине и Западносибирской низменности. Именно здесь проявляются все характерные черты растительности класса, четко видны зональные и региональные (провинциальные) ее особенности и тополого-экологические варианты. Анализ видового состава произрастающих здесь сообществ лучше всего дает возможность выявить группу диагностических видов основных порядков и союзов класса. На территории Западной и Центральной Европы, где была создана синтаксономия школы Браун-Бланке, растительность класса заходит краем ареала. Здесь, в приатлантической части, она представлена специфическими сообществами, справедливо относимыми к отдельному порядку Eriсо—Sphagnetalia. Растительность же порядка Sphagnetalia magellanici находится там на границе ареала и представлена специфическими ассоциациями, включающими сообщества, утратившие ряд признаков, характерных для порядка. Этим и объясняются несогласованность и путаница у европейских авторов при выделении групп диагностических видов этого порядка и его союзов.

Состав сообществ класса на территории Европейской России претерпевает заметные изменения в широтном плане. На бугристых и верховых болотах Севера, в подзонах лесотундры и северной тайги распространены сообщества союза Oxycocco—Empetrion hermaphroditi. На Кольском п-ове и островах Белого моря, так же как и на севере Скандинавского п-ова, встречаются сообщества, относящиеся к асс. Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci субасс. callunetosum vulgaris. В восточной половине северной части Русской равнины происходит смена субассоциаций, здесь распространены сообщества chamaedaphnetosum calyculatae. На территории Западной Сибири встречаются сообщества иного состава, занимающие специфические местообитания, каковыми являются высокие и широкие гряды грядово-озерного комплекса. Здесь происходит смена ассоциаций: европейская Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci уступает место сибирской Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci. На болотах северо-востока Русской равнины распространены сообщества ассоциаций Carici globularis—Betuletum nane и Betulo nanae—Sphagnetum angustifolii.

Далее на юг, начиная с подзоны средней тайги, растительность класса представлена уже другим союзом — Sphagnion magellanici. Самой распространенной его ассоциацией является Ledo—Sphagnetum fusci. Ее сообщества господствуют на повышенных участках верховых болот средней и южной тайги по всей территории европейской части России. Западная граница ее ареала южнее Балтийского моря достигает Польши, севернее — южной Швеции. На территории России происходит плавная смена сообществ Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci сообществами Ledo—Sphagnetum fusci. В составе последней выделен ряд вариантов, сообщества которых имеют четкую зональную (подзональную) приуроченность и иллюстрируют синтаксономический континуум. Заметные изменения в составе претерпевают сообщества этой ассоциации и в меридиональном направлении. В направлении запад—восток последовательно сменяют друг друга 3 субассоциации: callunetosum vulgaris, chamaedaphne-callunetosum vulgaris, chamaedaphnetosum calyculatae. Первая заходит на территорию России лишь краем ареала, граница между второй и третьей проходит по территории Архангельской, Ленинградской, Новгородской областей и Республики Карелия. В составе субасс. chamaedaphne-callunetosum vulgaris выделены приморские варианты, включающие сообщества, для которых характерно постоянное участие лишайников. Наиболее южной ассоциацией класса на территории России является Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici. Она изредка встречается в подзоне средней тайги, распространена в подзоне южной тайги и в хвойно-широколиственной зоне. Является господствующей на грядах вблизи южной границы распространения грядово-мочажинных болот. В Западной Сибири ее сообщества встречаются на грядах и в подзоне северной тайги, но эти гряды располагаются на участках переходных болот и образуют гетеротрофные комплексы. В зональном направлении происходит изменение состава ее сообществ, что отражено сменой вариантов: Empetrum nigrum → typicum. Типичный вариант, сообщества которого лишены водяники, морошки, карликовой березки, характерен для хвойно-широколиственной зоны, вариант Empetrum nigrum — для таежной. В направлении запад—восток происходит смена ее субассоциаций: callunetosum vulgaris → chamaedaphnetosum calyculatae. Субассоциация с кассандрой распространена на большей части региона, субассоциация с вереском — лишь на западе. Граница ее ареала проходит по территории Ленинградской и Новгородской областей. На западе, в Прибалтике, она сменяется асс. Sphagnetum magellanici, на территории России почти не встречающейся. На болотах побережья Финского залива встречается асс. Empetro—Sphagnetum rubellii. В пределах таежной зоны Европейской России распространены сообщества ассоциаций, в известной мере экологически замещающих по отношению ряда европейских, таких как Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii (занимает ковры, как и Eriophoro—Trichophoretum cespitosi) и Andromedo (polifolii)—Sphagnetum fusci-magellanici (Sphagnetum magellanici).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-48791, 07-04-00265).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балявичене Ю. Синтаксономо-фитогеографическая структура растительности Литвы. Вильнюс, 1991. 217 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергофского естественно-научн. ин-та. 1928. № 5. С. 265—377.

Боч М. С. Сообщества из *Sphagnum fuscum* и *Sphagnum magellanicum* на болотах Северо-Запада РСФСР: опыт классификации // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1990. Т. 95. Вып. 2. С. 95—108.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—127.

Кац Н. Я. Болота земного шара. М., 1971. 295 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1940. Т. 2. С. 5—412.

Кузнецов О. Л. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества) // Тр. Кар. Н.Ц. РАН. Петрозаводск. 2005. Вып. 8. С. 15—46.

Напреенко М. Г. Флора и растительность верховых болот Калининградской области. Дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2002. 291 с.

Смагин В. А. О ряде растительных ассоциаций болот северной тайги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 61—74.

Смагин В. А., Напреенко М. Г. Сообщества с участием *Sphagnum rubellum* Wils. на болотах юго-восточной части Балтийского региона // Растительность России. 2003. № 5. С. 50—61.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Черепанов. С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Dahl E. Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment // Skr. Norsk. Vid.-Akad. I. Mat.-Naturv. 1956. Kl. 3. 374 p.

Dierssen K. Die Wiehtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW — Europas. Geneve, 1982. 382 S.

Dierssen K., Dierssen B. Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. Karlsruhe, 1984. 512 p.

Du Rietz G. E. Zur methodologischen Grundlage der modemen Pflanzensoziologie. Uppsala, 1921. 272 S.

Eurola S. Über die regionale Einteilung der südfinnischen Moore // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1962. T. 33 (2). S. 1—243.

Krisai R. Die Moore des Ost-Lungaues heutige Vegetation, Entstehung, Waldgeschichte ihrer Umgebung // Sauteria. 1991. Bd 5. 240 S.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 s.

Nordhagen R. Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens // Skr. Norsk. Vidensk. Akad. Oslo I. Math.-Naturvid. Bergen, 1936. S. 3—87.

Osvald H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse // Sv. Vaxtsociol. Sallsk. Uppsala, 1923. Handl. I. 436 S.

Ruuhijärvi R. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. Helsinki, 1960. 360 S.

Sjörs H. Myrvegetation i Bergslagen. Uppsala, 1948. 299 S.

Steiner G. M. Österreichischer Moorschutzkatalog. 1992. 509 S.

SUMMARY

The vegetation of the order Sphagnetalia magellanici is variable throughout the European Russia, both in latitudinal and longitudinal directions. The communities of the alliance Oxycocco—Empetrion hermaphroditi are common in both the palsa-bogs and the bogs of forest-tundra zone and northern taiga subzone. The following species are diagnostic for this alliance: *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus* and *Carex globularis*. The alliance includes three associations: Empetro hermaphroditi—Sphagnetum fusci, Carici globulari-Betuletum nanae and Betuleto nanae—Sphagnetum angustifolii. The association Empetro subholarcticae—Sphagnetum fusci occurs in the West Siberia.

In the middle taiga subzone, the composition of communities is different. The order is represented by the alliance Sphagnion magellanici. Its diagnostic species are *Sphagnum magellanicum*, *Oxycoccus palustris* and *Empetrum nigrum*. The most widespread association is Ledo—Sphagnetum fusci. It is common in the middle and southern taiga. In different parts of European Russia it is represented by different subassociations. Chamaedaphnetosum calyculatae is common in vast areas. Calluno-chamaedaphnetosum calyculatae is common in the western parts of the Leningrad and Pskov Regions. Callunetosum vulgaris is found only in the bogs on the islands of the Gulf of Finland. The association Chamaedaphne—Sphagnetum magellanici is widespread in the bogs of the southern parts of forest zone. In addition, there are following associations of the alliance Sphagnion magellanici: Empetro—Sphagnetum rubellii, Andromedo—Sphagnetum fusci-magellanici and Eriophoro vaginati—Sphagnetum angustifolii.

In the bogs of European Russia, communities of the association Sphagnetum magellanici have not been found outside the Kaliningrad Region. Its eastern border runs across the Baltic states.

УДК 581.39 : 633.2.03 (47)(-16) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

ПОЛЕВИЦЕВЫЕ, ГРЕБЕННИКОВЫЕ И ТРЯСУНКОВЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH, T. I. BIBIKOVA. FINE BENT GRASS, DOG'S-TAIL GRASS AND QUAKE GRASS MEADOWS IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu
Поступила 14.11.2006

Луга с преобладанием полевицы тонкой, душистого колоска, трясунки, гребенника и большого числа видов разнотравья отличаются полидоминантностью и широким варьированием состава. Их классификация связана со значительными трудностями. Эти сообщества занимают большую долю площади суходольных лугов Северо-Запада. Были выделены 5 ассоциаций, различающихся характерными комбинациями видов. Асс. Anthoxantho—Agrostietum — основная ассоциация суходольных лугов Северо-Запада. Асс. Pimpinello—Brizetum medii связана с интенсивно используемыми пастбищами. Она включает вариант с доминированием Cynosurus cristatus. Асс. Geranio pratensi—Brizetum medii описана из Вологодской обл. Она представляет собой сочетание широко распространенного доминанта *Briza media* с видами, отсутствующими или редкими на лугах Северо-Запада. В ассоциациях Helictotrichetum pubescentis и Trifolietum montani доминируют виды, которые обычны на остепненных лугах, но в этих ассоциациях они встречаются без каких-либо лугово-степных спутников.

Ключевые слова: луга Северо-Запада, полевицевые, душистоколосковые, трясунковые, разнотравные суходольные луга.

Луга, которые в отечественной литературе обычно называют мелкозлаково-разнотравными, представляют наибольшие сложности для их классификации. Около двух десятков видов могут иметь высокое проективное покрытие на этих лугах, причем в большинстве случаев это полидоминантные сообщества, в которых невозможно найти какой-нибудь вид, обилие которого существенно превышает обилие всех остальных видов. Выделение ассоциаций по комбинации двух-трех наиболее обильных видов — малоперспективное занятие, так как эти виды имеют широко перекрывающиеся экологические амплитуды и варьирование их обилия в большинстве случаев никак не связано с изменениями в условиях среды. Флористический подход к классификации таких лугов кажется более целесообразным, так как направлен на выделение синтаксонов, имеющих отличия во флористическом составе, которые, возможно, каким-то образом отражают различия в местообитании.

В сообществах лугов Северо-Запада на свежих и бедных почвах часто встречаются с высоким проективным покрытием *Agrostis tenuis*,[1] *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Briza media*, *Alchemilla monticola*, *Cynosurus cristatus*, *Pimpinella saxifraga*. В 378 описаниях, включенных в данную обработку, было отмечено 425 видов сосудистых растений, мохообразных и лишайников, но подавляющее их число имеет очень низкую встречаемость. Эти виды включают большинство флоры лугов Северо-Запада, а, кроме того, немало видов, никакого отношения к лугам не имеющих. Выбрать из этой флоры какие-либо дифференциальные виды крайне сложно. Мы не выбраковывали описания переходного характера, а в результате этого различия между ассоциациями оказываются менее четкими. Это очевидное следствие континуума растительности, отсутствия в природе дискретных групп растительных сообществ. Не представляет труда вычленить из 378 описаний 5—6 групп по 10 описаний, которые включали бы по 2—3 диагностических вида, имеющих значительно более низкое постоянство в других группах описаний. Но что будут представлять такие группы? Типологическая концепция неприменима к такому непрерывно и случайно варьирующему объекту, как растительность. И уж совсем бессмысленно установление типовых описаний, настойчиво рекомендуемое Кодексом фитоценотической номенклатуры.

При классификации этих сообществ был использован доминантно-флористический метод (Василевич, 1995). В результате сообщества с доминированием *Agrostis tenius*, *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Briza media* были поделены на группы, отличающиеся по флористическому составу. Затем эти группы с разными доминантами объединяли на основе сходства флористического состава. Таким путем формировали ассоциации. Во всех 17 группах сообществ, рассматриваемых в данной работе, постоянны *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Luzula multiflora*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*. Это характерные виды класса Molinio—Arrhenatheretea и порядка Arrhenatheretalia, но состав характерных видов этого класса (как и многих других) очень сильно меняется в зависимости от регионов и авторов, а общих видов очень мало (Миркин, Наумова, 1986).

Для оценки специфичности видового состава намечаемых ассоциаций было проведено сравнение их характерных комбинаций видов (Braun-Blanquet, 1951). В характерную комбинацию входят характерные виды ассоциации и виды с постоянством более 60 % (IV и V классы). Чешские геоботаники широко используют эти комбинации видов для характеристики ассоциаций, но проведенное нами сравнение в союзе Calthion и в ассоциациях ельников Чехии (Василевич, 2003) показало, что различия между характерными комбинациями ассоциаций одного союза в большинстве случаев невелики. В характерные комбинации были включены в данном случае только постоянные виды, так как эти комбинации использовались для разграничения ассоциаций, а не для характеристики уже ранее выделенных. Кроме того, мы менее жестко подходили к включению видов в характерную комбинацию, при объединении в ассоциацию ряда групп описаний не вычисляли среднюю взвешенную встречаемость, а ограничивались видами, которые имеют встречаемость более 50 % в большинстве групп. Учитывая то, что геоботаники обычно имеют дело с небольшими по объему выборками из громадных генеральных совокупностей, ошибки встречаемости высоки, и состав характерных комбинаций устанавливается со значительной неопределенностью. Во всех выделенных ассоциациях в характерные комбинации входят *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

Асс. Anthoxantho—Agrostietum Sillinger 1933

Это очень широко распространенная ассоциация суходольных лугов Северо-Запада. Полевичники занимают 25 % луговой площади в Ленинградской обл. (Матвеева, 1967). В эту ассоциацию входят сообщества, в которых преобладают *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Phleum pratense* и *Festuca rubra*. Характерную комбинацию видов этой ассоциации образуют, кроме выше перечисленных доминантов (исключая *Festuca rubra*), *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Prunella vulgaris*, *Vicia cracca*, *Campanula patula*, *Stellaria graminea*, *Luzula multiflora*, *Trifolium pratense*, *T. repens* (табл. 1). Только в этой ассоциации в нее входит *Cerastium cespitosum*. Луга с высоким обилием *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* не играют сколько-нибудь заметной роли в Европе, что объясняется окультуренностью большей части лугов, на которые регулярно вносят удобрения. В асс. Anthoxantho—Agrostietum, в Центральной Европе обильны *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*, а дифференциальные виды этой ассоциации — *Thymus pulegioides*, *Carlina acaulis*, *Galium vernum*, *Trifolium montanum*, *Anthyllis vulneraria*. В субасс. typicum доминантами выступают *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Thymus pulegioides*, *Plantago media*, а субдоминантами — *Anthoxanthum odoratum*, *Lotus corniculatus*, *Achillea millefolium*, *Trifolium repens* (Jurko, 1974). В субасс. primuletosum дифференциальными видами являются *Brachypodium pinnatum*, *Primula veris*, *Ajuga genevensis*, *Centaurea scabiosa*, *Festuca rupicola*, *Carex montana* (Rižičkova, 1987). Эта ассоциация, несмотря на частичную общность доминантов, по флористическому составу мало похожа на полевицево-душистоколосковые луга Северо-Запада. Ассоциацию с таким названием и автором приводит А. Д. Булохов (1990б; 2001) для Южного Нечерноземья России, но он считает диагностическими видами только *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum*, когда они постоянны и обильны. Таково же понимание этой ассоциации киевскими геоботаниками (Shelyag-Sosonko et al., 1887). На востоке Русской равнины была описана асс. Agrostio tenuis—Anthoxanthetum odorati Mirkin 1986 с единственным диагностическим видом *Anthoxanthum odoratum* (Туганаев и др., 1986; Туганаев, Хазиахметов, 1986).

Число ассоциаций, где *Agrostis tenius* и *Anthoxanthum odoratum* обильны, весьма велико. Эндемичная западно-карпатская асс. Gladiolo—Agrostietum B. et S. Pawl., K. Zarz. 1960 по характерным видам (*Agrostis tenuis*, *Centaurea oxylepis*, *Alchemilla crinita*, *A. micans*, *A. monticola*, *A. wallasii*, *Stellaria graminea*, *Gladiolus imbricatus*, *Arabis halleri*, *Crocus scepusiensis*) сильно отличается от восточноевропейских полевицево-душистоколосковых лугов, но имеет с ними ряд общих обильных видов: *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Prunella vulgaris*, *Leucanthemum vulgare*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense* (Grodzinska, 1961). Эта ассоциация связана с удобрением и сенокошением, что также определяет ее состав. В асс. Cardaminopsi halleri—Agro-

ТАБЛИЦА 1

Фитоценотическая таблица асс. Anthoxantho—Agrostietum

Субассоциации	Rumetosum acetosellae		Typicum								Caricetosum pallescentis							
Варианты			Agrostis tenuis		Anthoxanthum odoratum		Centaurea jacea		Festuca rubra		Agrostis renuis		Centaurea jacea		Antho-xanthum		Phleum pratense	
Число описаний	18		76		26		24		23		7		22		10		5	
Agrostis tenuis	29	100	31	100	5	77	3	88	2	50	31	100	4	95	3	70	4	40
Anthoxanthum odoratum	1	33	6	80	25	100	3	88	3	57	1	57	3	91	21	100		20
Centaurea jacea	1	50	5	68	3	88	23	100	2	68		43	21	100	2	60	2	100
Phleum pratense	1	50	2	79		65	1	88	1	50	1	57	2	81		60	27	100
Achillea millefolium	7	89	3	95	2	88	2	67	2	93	1	71	2	86	1	70	6	100
Leucanthemum vulgare	3	78	2	79	1	92	3	92		68	3	71	1	86	1	80		
Prunella vulgaris	1	67	1	68	1	69		71	1	43	1	86		55	1	80		20
Vicia cracca	1	50	1	72		69	2	75	1	57		57	2	86		40		60
Campanula patula		44		67		81		29		50		57		27		60		40
Stellaria graminea		56		63		85		71		68		71		36		50		40
Luzula multiflora		50		60	2	85		75	1	79		71		55		100		
Trifolium pratense		44	2	60	2	62	3	71	2	46		29	2	77	3	60	5	80
T. repens	5	44	2	50	2	69	2	79	3	71		14	2	72	4	80		60
Cerastium cespitosum	1	33		54		73		38	1	83		71		50		40		20
Deschampsia cespitosa		17	2	58	1	54	3	75	2	50	4	71	4	86	4	90	2	40
Festuca rubra		22	1	37	2	38	1	54	54	100		14		41	1	70	2	40
F. pratensis		28	1	54		58	1	79		7		43	2	77	2	70	5	80
Ranunculus acris		17	1	57	1	77	2	79	1	68	1	57	4	81	2	90		80
Veronica chamaedrys		6	1	59	1	88		58	1	61		29	1	71		70		20
Galium mollugo	1	17		54	1	42	1	71	1	54		14	2	64		10	1	60
Plantago lanceolata		22	1	55	1	73	2	67	2	75		14	1	59	1	70	1	60
Rumex acetosa		6		38		50		42	2	54		29		41		90		
R. acetosella	3	67		26		19		4	1	39		57					4	60
Gnaphalium sylvaticum	1	67		34		12				7		29						
Cirsium setosum		33		13								14		5				20
Chamaenerion angustifolium		33		8		4		4				14						

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Субассоциации	Rumetosum acetosellae	Typicum				Caricetosum pallescentis			
Варианты		Agrostis tenuis	Anthoxanthum odoratum	Centaurea jacea	Festuca rubra	Agrostis renuis	Centaurea jacea	Antho-xanthum	Phleum pratense
Число описаний	18	76	26	24	23	7	22	10	5
Knautia arvensis	28	37	42	1 38	1 64	14	41	10	20
Poa pratensis	6	41	35	38	18	14	18	30	1 40
Leontodon hispidus	17	2 47	4 65	5 83		14	2 55	3 30	
Briza media		1 30	2 73	2 63	1 50	29	2 45	1 50	1 20
Cynosurus cristatus		1 26	2 46	1 58	14		50	1 20	
Pimpinella saxifraga	6	29	2 58	3 63	36	14	1 50		
Hieracium pilosella	11	24	1 35	4	29		5	10	
Dianthus deltoides		17	27	38	32		9	10	
Carex leporina	6	21	23	25	7	6 57	18	2 60	40
C. pallescens	6	34	54	67	50	71	59	70	1 60
Alchemilla acutiloba		1 25	3 31	1 13	2 21	1 43	23	5 60	2 40
Coronaria flos-cuculi	11	11	8	8	14	57	32	50	40
Vicia sepium	11	14	8	13	4	29	27	20	20
Angelica sylvestris	11	13	8	1 17	11	29	41	60	
Centaurea phrygia	6	9	19	8	1 29	3 43	2 18	1 50	
Geranium palustre		12	8	4	8	14	2 59	40	20
Galium uliginosum		7	4	4	4	43	36	50	1 40
Geum rivale		12	4		29	14	2 73	50	1 40
Juncus filiformis		7		4		57		30	
Succisa pratensis		11	8	1 25	11	14	3 45	4 60	20
Potentilla erecta	11	30	3 58	42	46	5 57	2 68	5 70	40
Cirsium heterophyllum		4		4	7	29	18	1 20	
Carex nigra		5	12	4	4	14	9	40	40
Juncus effusus		3				43		20	4 40
Filipendula ulmaria		5	4	4	1 29	14	1 68	1 70	1 60
Thalictrum lucidum		7		4	4		27	20	20
Trollius europaeus		3			11		1 27	3 60	

Cirsium palustre						4				4		29				30	3	20
Carex panicea						15				11		14				10		20
Myosotis palustris						8				4						20		20
Dactylis glomerata		11	1	39		12		38		14		14	1	59		10		60
Hypericum maculatum	1	44	1	68	1	73	1	71		17		29	1	45	1	40		20
Equisetum arvense	3	56	1	54	1	42		25	1	71		14		18		20	5	40
Hieracium umbellatum	2	39	2	46	1	50	1	58		11		43	1	68		50		20
Leontodon autumnalis	1	56	1	42		15	1	29		29		14	2	36		40		40
Taraxacum officinale		28	1	42	1	65	3	58		32		14	3	64	1	10		60
Plantago major		33		12		4		8		7		43		14				20
Trifolium hybridum	1	44	1	41		19	1	58			5	43	1	55	1	30	4	40
Lathyrus pratensis		11	1	45		23		46		50	2	43	1	68		50		20
Viola canina		6		25		35		29		39		57		36		40		
Trifolium medium		17		24	1	31	3	50		11		29	2	55		40		20
Ranunculus repens	1	39		21		15		4		4		14	1	27		10		20
Lysimachia vulgaris		33		12		4				11		4		5		20	1	40
Melampyrum nemorosum			1	29	2	46	3	42		7			2	36	2	60		
Anthriscus sylvestris		6		21		8		8		18		14		27		10		
Rhinanthus minor				24	1	31		13		18		14		14		50		
R. vernalis		6		7	1	19		42		4		14	1	23		40		
Rumex thyrsiflorus		11	1	14	1	31		8		25		14		5				
Alchemilla monticola		6	1	16	1	15	5	63		4			3	58				20
Potentilla argentea		28		19		27		8		18						10		
Solidago virgaurea		17		9		19		4		7		14		9		20		20
Plantago media		6		8		15		17		21				5				
Campanula glomerata				8		12		21		18		29		18		10		
Viscaria vulgaris		6		9	1	19		4		18				5		30		
Polygala comosa				8		19		4		7		14		18				
Ranunculus auricomus				11		15		17		18				36		20		20
Carum carvi				9		15		42					2	32		10		
Polygala vulgaris				8		27		25		7				9		10		
Trifolium spadiceum				7		19		29						18		20		
Galium boreale				7		8		13		36				23		10		
Ranunculus polyanthemos				7		15		4		7						20		20

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Субассоциации	Rumetosum acetosellae	Typicum				Caricetosum pallescentis			
Варианты		Agrostis tenuis	Anthoxanthum odoratum	Centaurea jacea	Festuca rubra	Agrostis renuis	Centaurea jacea	Antho-xanthum	Phleum pratense
Число описаний	18	76	26	24	23	7	22	10	5
Alopecurus pratensis		7	12	4	11		5	20	1 40
Equisetum pratense		7	8	4	4		5	1 40	
Heracleum sibiricum	6	4	8		18	14	9	10	20
Nardus stricta		4	12	4	1 18	14	18	30	
Geranium sylvaticum		3	4	4	29	5	10	20	
Potentilla anserina		1	4	4		14	14		40
Selinum carvifolia		3	8	21	14	14		10	
Rhytidiadelphus squarrosus	1 6	5 29	9 46	6 17	7 32	5 43	3 14	9 50	
Mnium cuspidatum		1 11	3 31		7		5	1 20	
M. rugicum		8	1 12	8	4			6 30	
Climacium dendroides		1 11	19	8	4		14	3 30	

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие, %; правые — постоянство, %.

stetum Moravec 1965 как доминанты или субдоминанты выступают *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Deschampsia cespitosa*, реже *Alopecurus pratensis*, *Trifolium repens*, *Veronica chamaedrys*, а ее характерные виды — *Viola tricolor* subsp. *saxatilis*, *Rumex arifolius*, *Phleum alpinum*, но из них постоянен только первый вид (Moraveć, 1965).

На территории России описано большое число полевицевых ассоциаций, что вполне понятно, так как в России эти луга занимают гораздо бóльшую площадь. А. Д. Булохов (1990б, 2001) описал асс. Hieracio pilosellae—Agrostietum tenuis Bulokhov 1990, в которой доминирует *Agrostis tenuis*, а диагностическими видами являются *Dianthus deltoides*, *Senecio jacobea* и *Hieracium pilosella*. Это наиболее сухая ассоциация полевицевых лугов. К порядку Galietalia veri (остепненные луга) он отнес Dauco—Agrostietum tenuis Bulokhov 1900 (Булохов, 1990а), в которой также доминирует полевица, а диагностические виды — *Daucus carota* и *Hieracium pilosella*. *Poa angustifolia* постоянен и обилен. В Удмуртии выделена асс. Sedo acris—Agrostietum tenuis Mirkin 1986 (Туганаев и др., 1986; Туганаев, Хазиахметов, 1986) с диагностическими видами *Sedum acre*, *Equisetum pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Hieracium umbellatum*, *Rumex acetosella*, *Barbarea vulgaris*, *Poa angustifolia*, *Potentilla goldbachii*, *P. argentea*.

Свежие луга на бедных почвах представлены асс. Cynosuro cristati—Agrostietum Bulokhov 1990, где в число диагностических видов входят *Agrostis tenuis* (доминант), *Cynosurus cristatus*, *Plantago media* (Булохов, 1990б, 2001). Асс. Deschampsio—Agrostietum tenuis выделена Л. П. Турубановой (1986) в пойме р. Вычегды и А. Д. Булоховым (1990б; 2001) в Южном Нечерноземье. В обоих случаях основной признак — доминирование *Agrostis tenuis*. По составу постоянных видов они близки, но в пойме Вычегды постоянна *Veronica longifolia*, на основании чего Турубанова отнесла эту ассоциацию к подсоюзу Filipendulenion, что, на наш взгляд, совершенно не оправдано.

Ассоциации с доминированием *Anthoxanthum odoratum* встречаются в литературе реже. Это Polygalo vulgaris—Anthoxanthetum odorati Bulokhov 1990 с диагностическими видами *Anthoxanthum odoratum*, *Polygala vulgaris* и *Potentilla erecta* и асс. Anthoxantho—Festucetum pseudovinae Juchacz-Nagy 1957, где постоянны и обильны характерные виды — *Festuca pseudovina* и *Anthoxanthum odoratum*, а среди постоянных и обильных видов — *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense*, *Agrostis tenuis*.

Красная овсяница доминирует или довольно обильна в большом числе ассоциаций, выделенных на основе флористических критериев. В асс. Trifolio—Festucetum rubrae Oberd. 1957 преобладают *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, обильна и постоянна *Alchemilla vulgaris* agg. (Blažkova, 1991b). Это чисто мезофильная ассоциация, встречающаяся на более сухих местообитаниях по сравнению с Arrhenatheretum (Bálatová-Tuláčková, 1985). В асс. Poo—Festucetum rubrae, напротив, имеется значительная примесь гигромезофитов (Fiałkowski et al., 1990). Festucetum rubrae (Scam, 1955) Oberd. 1957, которую H. Passarge (1964) рассматривает как группу ассоциаций, характеризуется высоким обилием *Festuca rubra* и постоянством *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*. Кроме того, выделяют типы сообществ Festuca rubra—Agrostis tenuis (Blažkova, 1991a) и Festuca rubra—Viscaria vulgaris, сходные с типом сообществ Agrostis tenuis (Hundt, 1958). А. Д. Булохов (2001) описал 2 ассоциации с доминированием *Festuca rubra*: Filipendulo vulgaris—Festucetum rubrae и Seseli libanotis—Festucetum rubrae. Обе ассоциации встречаются в прирусловой пойме. В первой постоянна и обильна *Filipendula vulgaris*, а во второй постоянен *Seseli libanotis*. В остальном различия между ними невелики.

Интересно подошла к классификации красноовсяницевых лугов A. Krópačová (1961). Она выразила сомнение в эффективности выделения синтаксонов, особенно высокого ранга, по характерным видам и построила свою классификацию на основе эдификаторов. *Festura rubra* является одним из основных видов в четырех типах: Festuca rubra—Ranunculus acris, Festuca rubra—Deschampsia cespitosa, Deschampsia cespitosa—Rumex acetosa и Deschampsia cespitosa—Ranunculus acris.

Такая пестрота полевицево-душистоколосковых лугов объясняется прежде всего тем, что все ассоциации были описаны по материалам из ограниченных по территории районов, отстоящих далеко друг от друга, что и вызвало различия в характерных и дифференциальных видах. Учитывая то, что в большинстве ассоциаций сохраняется ядро обильных видов, по-видимому, целесообразно рассматривать их как одну ассоциацию, внутри которой можно выделять значительное число субассоциаций, что имеет место в таких сложных ассоциациях, как Molinietum caeruleae или Arrhenatheretum elatioris.

Полевицево-душистоколосковые луга Северо-Запада можно поделить на несколько субассоциаций.

Субасс. rumetosum acetosellae. Полевицевые луга формируются преимущественно на залежах, а в дальнейшем они сменяются душистоколосковыми лугами, на что требуется 5—10 лет (Сабардина, 1957; Матвеева, 1967). Молодые полевицевые залежи, отнесенные к этой субассоциации, отличаются низким обилием и встречаемостью ряда видов: *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *F. pratensis*, *Ranunculus acris*, *Veronica chamaedrys*, *Galium mollugo*, *Plantago lanceolata*, *Rumex acetosa*, *Rhytidiadelphus squarrosus*. На этих молодых залежах более обильны и постоянны *Rumex acetosella*, *Gnaphalium sylvaticum*, *Cirsium setosum*, *Chamaenerion angustifolium*, *Elytrigia repens*, *Matricaria perforata*, *Viola arvensis*, *Centaurea cyanus*, т. е. сорные и рудеральные виды. Постоянство каждого из них не высоко, но в целом эта группа видов хорошо характеризует условия несформировавшихся луговых сообществ.

Субасс. typicum представляет типичные мелкозлаково-разнотравные луга на свежих бедных супесчаных и суглинистых почвах. В этой субассоциации выше постоянство и обилие *Leontodon hispidus*, *Knautia arvensis*, *Poa pratensis*, *Briza media*, *Cynosurus cristatus*, *Pimpinella saxifraga*, *Hieracium pilosella*, *Dianthus deltoides*, что свидетельствует о более сухих условиях. Хотя большинство этих видов мезофиты, но их оптимум приурочен к менее влажной части амплитуды настоящих лугов.

Субасс. caricetosum pallescentis. К этой субассоциации отнесены сообщества с доминированием *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea* и *Phleum pratense*, в которых присутствуют гигромезофиты, хотя они не играют заметной роли в сложении сообществ. Группу дифференциальных видов образуют *Carex pallescens*, *C. leporina*, *Alchemilla acutiloba*, *Coronaria flos-cuculi*, *Vicia sepium*, *Angelica sylvestris*, *Centaurea phrygia*, *Geranium palustre*, *Galium uliginosum*, *Geum rivale*, *Juncus filiformis*, *Succisa pratensis*, *Cirsium heterophyllum*, *Carex nigra*.

Асс. Pimpinello—Brizetum medii ass. nov.

Эта ассоциация характеризуется доминированием *Cynosurus cristatus*, *Pimpinella saxifraga*, *Briza media*, *Alchemilla monticola* и *Leontodon hispidus* (табл. 2). По флористическому составу она близка к асс. Anthoxantho—Agrostietum tenuis, но в ее характерную комбинацию входят *Pimpinella saxifraga*, *Briza media*, *Trifolium repens*, *Hypericum maculatum*, *Leontodon hispidus*, *Dianthus deltoides*, *Melampyrum nemoro-*

ТАБЛИЦА 2

Фитоценотическая таблица гребенниковых, трясунковых, овсецовых и разнотравных лугов

Ассоциации	Pimpinello—Cynosuretum										Geranio pratensi—Brizetum		Helictotrichetum		Trifolietum montani			
Варианты	Cynosurus cristatus		Pimpinella saxifraga		Briza media		Alchemilla monticola		Leontodon hispidus		Briza media		Helictotrichon		Trifolium montanum		Briza media	
Число описаний	12		33		13		7		42		6		27		14		13	
Pimpinella saxifraga	1	67	14	100	1	46	4	57	1	52	3	67	3	52	5	100	1	54
Briza media	2	75	1	67	17	100	6	100	6	76	14	100	5	70	4	93	18	100
Agrostis tenuis	5	83	3	78	2	77	4	86	2	81	2	67	3	44	2	57	1	46
Achillea millefolium	3	100	1	85	1	69		71	1	86	1	83	2	89	2	100	2	92
Leucanthemum vulgare	1	83	3	91	2	77	3	100	2	90		50	1	56	1	93		92
Veronica chamaedrys	1	75		65	1	77		57		78		67	1	59	1	71		62
Galium mollugo		50	2	88		85	1	71		57	1	100	3	70	1	78	2	77
Vicia cracca	1	75	1	97	1	62	1	57	1	86		33	4	70	1	86	1	77
Centaurea jacea	8	100	9	94	2	92	10	100	4	64		17	4	70	6	100	4	85
Phleum pratense	1	67	2	82	1	85	2	100	1	62		67		40	1	57		62
Campanula patula		58		30		85	1	43		69		33		22		50		46
Dactylis glomerata		33	2	54	1	54				31	3	83	1	37		50	1	54
Poa pratensis		50		27		38		43		21		50	1	30	1	36		31
Festuca rubra		25	1	64		15	2	57	1	48	1	50	2	48	1	21		15
Knautia arvensis		33	1	33	1	54		14	1	51	1	83		44	1	50	1	54
Luzula multiflora		58		45		85	1	100		81		33		44		64		46
Stellaria graminea		83		27	1	46	1	71		69		50		44		43		38
Hieracium umbellatum		25	1	45	1	61	1	71	2	57	4	50		44	2	50		31
Alchemilla monticola	1	33	3	72	1	23	21	100	2	40	2	33	3	26		14	1	38
Taraxacum officinale	1	83	5	75		23	1	43	2	55		17		37	3	50		54
Rhinanthus minor		58	1	63	1	39	2	57	1	59		50		15				38
Cerastium cespitosum		92		39		69		43		76		17		18		21		54
Leontodon hispidus	1	50	3	95	3	77	5	100	24	100	1	33	3	44	6	86	5	92
Carex pallescens	1	75		64		62		71		71		17		15	1	71		77
Anthoxanthum odoratum	5	83	2	88	6	77	6	100	6	95	1	67	1	37	1	64	3	62
Prunella vulgaris	4	100	1	70		62	4	71	1	59		50		18	1	43	1	100

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Pimpinello—Cynosuretum										Geranio pratensi—Brizetum		Helictotrichetum		Trifolietum montani			
Варианты	Cynosurus cristatus		Pimpinella saxifraga		Briza media		Alchemilla monticola		Leontodon hispidus		Briza media		Helictotrichon		Trifolium montanum		Briza media	
Число описаний	12		33		13		7		42		6		27		14		13	
Plantago lanceolata	3	92	2	75	1	85	3	86	2	75		100		37		78	3	85
Trifolium pratense	4	75	5	85	1	77	3	86	3	78	1	67	1	37	3	57	1	62
Festuca pratensis	3	100	1	70	1	69	2	100	1	62	1	83		11	1	57	2	77
Hypericum maculatum		75	1	57	3	77	3	57	1	69	1	50		22		50	1	62
Rumex acetosa		67		33	1	62		43		62		33		18		21		31
Deschampsia cespitosa	1	67	2	54	3	62	5	71	1	57			1	22		14		23
Ranunculus acris	1	58	2	70		69	6	100		71		33		44		36		62
Melampyrum nemorosum	1	42	3	45	3	69	8	86		62			1	22		36	1	31
Trifolium hybridum		42	1	51	1	61	1	43	1	38		17		15				
Carex leporina		33		9		15	1	28								7		
Cynosurus cristatus	20	100	2	82	1	31	3	57	1	38					1	43	1	46
Potentilla erecta		33		24	3	77	8	86		62		17		26	2	57		46
Geranium pratense										7	1	100		7				
Thalictrum minus											4	83						
Polygonum bistorta								14		2	1	83		11				
Astragalus danicus											7	50		4				
Heracleum sibiricum						23						50		18		7		
Rumex thyrsiflorus		17		6		8		14		14		67		15	1	21		
Alchemilla baltica		17								5	3	33						
Solidago virgaurea				12		15				7	1	67		7		7		23
Veronica spicata												50		11				
Sanguisorba officinalis											1	33						
Dianthus superbus												67		7				
Centaurea phrygia				6		8		14	1	24	4	50		7				
Festuca ovina										2	3	50						
Campanula glomerata		8		33		31	1	14		9		67		37		21		23
Linaria vulgaris		8		6						2		33		4		7		

Ranunculus polyanthemos		8		9						12				33		43		23
Fragaria vesca			1	18						12			1	37	1	43		38
Potentilla argentea				6		8				14				26		36		38
Poa angustifolia				6									1	15		14		8
Artemisia campestris				2						7				18		14		31
Carlina vulgaris				3						7				18		36		46
Carex ornithopoda										2			1	7	1	7	1	15
Agrimonia eupatoria													1	33		14		46
Primula veris		33				8				9				26		57		46
Brachypodium pinnatum													1	11				8
Helictotrichon pubescens				3		23							23	100		28		8
Medicago falcata										2			2	18				
Trifolium montanum		17					4	14		14		17	1	18	25	100	1	62
Alchemilla glaucescens															3	14	1	38
Carex panicea	1	8		12		15				5				11		28		46
Linum catharticum		8				8				2				11		50		38
Hieracium pilosella		17	1	21		15		28		19				26		7	2	69
Campanula rapunculoides										2				11			1	38
Polygala comosa		25		3		23				10		23		7		14	1	69
Daucus carota				6						2								31
Fragaria viridis																	1	23
Leontodon autumnalis	1	23	2	57		15			1	40		17		7		14		
Plantago media		17	1	42		23		14		14		33		26		36	1	69
Lathyrus pratensis		50		36		31	1	52	1	57				15		43		23
Viola canina		25		30		62		14		50				15		36		15
Equisetum arvense		42		15		23				38		50	1	37	2	50	1	69
Betonica officinalis		33													2	36		8
Polygala vulgaris		33		30		8		71		21		17		15		43		23
Ranunculus repens	1	33		6										4				8
Myosotis arvensis		42				8				12						28		15
Crepis biennis		25		3						17						21		15
Hypochoeris radicata	2	25		3	2	31				7				4				15
Senecio jacobea		25		9		8				2						14		31
Lotus corniculatus	1	17														7		23

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Ассоциации	Pimpinello—Cynosuretum					Geranio pratensi—Brizetum	Helictotrichetum	Trifolietum montani	
Варианты	Cynosurus cristatus	Pimpinella saxifraga	Briza media	Alchemilla monticola	Leontodon hispidus	Briza media	Helictotrichon	Trifolium montanum	Briza media
Число описаний	12	33	13	7	42	6	27	14	13
Veronica officinalis	17		15	14	14				15
Anthriscus sylvestris	17	6	38	2 28	10		7	7	8
Vicia sepium	8	9	15		2	33	4		
Gnaphalium sylvaticum	25	3	8		14				
Euphrasia chitrovoi	33	6							
Galium uliginosum	8		38	28	9		7		
Ranunculus auricomus	8	24	23	1 43	9	17	7	21	8
Angelica sylvestris	8	3	54	28			7		
Poa compressa	8				7			7	15
Alchemilla hirsuticaulis	1 17				5		1 11	21	15
Coronaria flos-cuculi	8	3	46	57	24		4		8
Trifolium strepens	8	6	1 15		5			14	
Carex contigua	8		23		7		15	28	15
Plantago major	17	6	15	14	7				8
Rumex acetosella	25	6	8	14	14		26	14	8
Trifolium spadiceum	17	1 27	15	1 71	33			7	8
Hieracium prealtum	8		15		14		4	28	15
Medicago lupulina	8	12	8				22		2 31
Succisa pratensis	8	9	1 38	5 71	1 26		11	1 21	1 8
Nardus stricta	8		1 38	1 14	17	2 33	11	7	
Galium boreale	8		8	14	7	1 67	2 59	36	23
Alchemilla acutiloba	1 8		1 31	6 28	2 24		7	21	
Hypericum perforatum	8	3	54		10	2 50	4	36	
Campanula rotundifolia		3	15		5	33	41	14	15
Viscaria vulgaris		3	23	1 14	14	17	1 30		15
Calamagrostis epigeios		9	23	14			15	28	8
Selinum carvifolia		15	1 23					7	
Erigeron acre		3			9			7	15
Geum rivale		24	38	2 43	12		15	7	15
Filipendula ulmaria		27	23	1 28	12	33	7	14	8

Geranium palustre				12	1	46		71		2			1	11				
Centaurea scabiosa				9		15				17	8	33		15		28		46
Clinopodium vulgare				6						5				7		7		15
Origanum vulgare			1	6		8				2		17		4		14		31
Achyrophorus maculatus				6				14		5				15				15
Thalictrum lucidum				3		23		14		2				11		7		
Gentiana pneumonanthe				9		15				2				7				
Anthemis tinctoria				6										4		14		23
Silene cucubalis				6						7				4		7		15
Antennaria dioica										2				11				23
Sedum acre						8				2				18				15
Potentilla anserina										2				11				15
Bortichium lunaria						8				2				15				15
Gymnadenia conopsea						8				12						7		8
Carex hirta										2		33		4		21		15
C. nigra						23		14		10				11				
Hieracium lactucella					1	8				2		17		4				
Alchemilla subcrenata					3	31				2			1	7				
Euphrasia fennica						23				5								
Rhinanthus serotinus					1	31		14		2		33		11				
Cirsium heterophyllum						23				5				7				
Silene nutans										2		8		18				
Tragopogon pratensis										2		17		15				
Tanacetum vulgare										2		33		18				
Inula salicina												17		4		14		
Ajuga reptans										2		17				7		
Rhinanthus vernalis														7		14		8
Моховой ярус																		
Atrichum undulatum		25		3				28		10						7		
Mnium cuspidatum	2	25			1	15			1	14	17			4				8
Calliergonella cuspidata	2	17					2	43	1	10								
Rhytidiadelphus squarrosus	13	50	2	3	14	38	2	28	1	50			3	15	3	14		8
Thuidium delicatulum		8					1	14	2	10				4	4	21		
Climacium dendroides		8				8	2	57	1	14		17		26		14		15
Thuidium philibertii			2	66	1	8			1	10			3	22	3	14	8	38
T. recognitum	9	31	3	38			1	14		2			1	7	3	7	9	31
Abietiella abietina												17	4	22		7		

sum, *Trifolium hybridum*, *Hieracium umbellatum*. Нужно сказать, что среди этих видов только *Pimpinella saxifraga* и *Trifolium repens* являются видами, характерными для пастбищ.

Центральноевропейские пастбищные сообщества объединены в союз Cynosurion, но этот союз отличается от соседних прежде всего негативно и имеет лишь немногих слабых характерных видов: *Lolium perenne*, *Phleum pratense*, *Leontodon autumnalis* (Oberdorfer, 1983). По A. Jurko (1974), только *Leontodon autumnalis*, *Cynosurus cristatus*, *Prunella vulgaris* и *Trifolium repens* являются характерными видами этого союза в Западных Карпатах. Он писал, что вытаптывание, стравливание, удобрение и косьба сильнее определяют количественные отношения между видами, чем флористический состав. Состав характерных и дифференциальных видов союза сильно различается в разных регионах и у разных авторов, общими остаются лишь *Cynosurus cristatus*, *Leondodon autumnalis* и *Trifolium repens* (Reif et al., 1989; Hofmeister, Zacharias, 1999). В Восточной Европе *Cynosurus cristatus* встречается только в западных районах. Восточнее на передний план для характеристики союза выходят *Agrostis tenuis* и *Anthoxanthum odoratum* (Shelyag-Sosonko et al., 1987; Булохов, 2001; Ямалов, 2005).

Асс. Pimpinello—Brizetum medii замещает центральноевропейскую Lolio—Cynosuretum. На Северо-Западе *Cynosurus cristatus* встречается с высоким проективным покрытием только в Псковской обл. Варьирование флористического состава внутри этой ассоциации довольно значительно, но выделить какие-то субассоциации не удается. Будем рассматривать их в качестве вариантов одной ассоциации.

Вариант Cynosurus cristatus отличается от остальных максимальным постоянством *Betonica officinalis*, *Ranunculus repens*, *Myosotis arvensis*, *Primula veris*, *Crepis biennis*. Это не свидетельствует о каких-то экологических отличиях, а является в основном следствием юго-западного положения сообществ этого варианта.

В варианте Pimpinella saxifraga максимум постоянства у *Plantago media*, *Leontodon autumnalis*, *Trifolium medium*, *Thuidium philibertii*.

Вариант Briza media отличается высоким постоянством *Anthriscus sylvestris*, *Galium uliginoisum*, *Cirsium heterophyllum*, *Carex nigra*, что позволяет считать его несколько более влажным.

В варианте Alchemilla monticola максимальное постоянство в пределах ассоциации отмечено у *Polygala vulgaris*, *Succisa pratensis*, *Trifolium spadiceum*, *Geranium palustre*, *Calliergonella cuspidata*, *Climacium dendroides*.

Вариант Leontodon hispidus не имеет дифференциальных видов.

Асс. Geranio pratensi—Brizetum medii ass. nov.

Сообщества с высоким обилием *Briza media* из Вологодской обл. выделены в особую ассоциацию, так как они отличаются присутствием ряда видов, которые отсутствуют или редки на лугах Северо-Запада. Это *Geranium pratense*, *Heracleum sibiricum*, *Thalictrum minus*, *Astragalus danicus*, *Sanguisorba officinalis*, *Dianthus superbus*. К востоку явно возрастает встречаемость *Alchemilla baltica*, *Centaurea phrygia*. Все эти виды широко распространены на лугах средней полосы Европейской России и восточнее границы Северо-Запада. Чем объясняется отсутствие этих видов на лугах Северо-Запада, сказать трудно. Возможно, это связано с послеледниковой историей заселения растениями освободившейся после таяния валдайского ледника территории. Эти дифференциальные виды широко распространены на всех мезофильных лугах пойм рек за пределами Северо-Запада, но данная ассоциация представляет собой своеобразное сочетание широко распространенной на лугах Северо-Запада *Briza media* с видами, которые этим лугам не свойственны.

А. А. Ниценко (1955) считал, что трясунковые луга встречаются только в западной части Ленинградской обл., до р. Сясь, но Е. П. Матвеева (1967) указывала их для востока Ленинградской обл., а Г. И. Козлова (1963) приводила их и для Вологодской обл.

Асс. Helictotrichetum pubescentis ass. nov.

В эту ассоциацию включены сообщества, в которых преобладает *Helictotrichon pubescens*. Этот вид нередок на Северо-Западе, но в отличие от многих луговых видов он чаще всего встречается с высоким обилием и довольно редко — с низким. Кроме этой ассоциации он встречается на остепненных лугах, но там он не играет заметной роли и растет вместе с многочисленными лугово-степными и кальцефильными видами. *Helictotrichon pubescens* играет заметную роль в асс. Arrhenatheretum elatioris (Braun, 1915) W. Koch 1926 (Passarge, 1964; Hundt, 1964; Moraveć, 1965; Tumidajowicz, 1971; Blažkova, 1973b; Oberdorfer, 1983; Fischer, 1999). В субасс. helictotrichetosum pubescentis преобладает *Helictotrichon pubescens* (Eggler, 1958, 1959), но только A. Borhidi (1956) включает его в число характерных видов асс. Arrhenatheretum.

Из характерных видов Arrhenatheretum в этой ассоциации полностью отсутствуют нередкие на Северо-Западе *Daucus carota*, *Crepis biennis*, *Pastinaca sativa*, изредка встречаются *Tragopogon pratensis*, *Geranium pratense*. Иногда в число характерных видов Arrhenatheretum включают такие широко распространенные луговые виды, как *Knautia arvensis* (Horvatić, 1930; Moravec, 1965; Denisiuk, 1976), *Centaurea jacea*, *Hepericum perforatum*, *Plantago lanceolata*, *Veronica chamaedrys* (Warthemann, 2003), *Galium mollugo*, *Alchemilla monticola* (Denisiuk, 1976), *Rumex acetosa* (Borhidi, 1956; Hueck, 1931), но по таким видам невозможно дифференцировать ассоциации свежих лугов. Таким образом, сходство Helictotrichetum с Arrhenatheretum весьма слабое.

В характерную комбинацию данной ассоциации входят *Leucanthemum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Veronica chamaedrys*, *Pimpinella saxifraga*, *Briza media*, *Galium mollugo*, *G. boreale*, *Helictotrichon pubescens* (последние два вида специфичны для ассоциации). Эта характерная комбинация довольно малочисленна, в ней отсутствует большое число широко распространенных на свежих лугах видов (*Agrostis tenius*, *Anthoxanthum odoratum*, *Phleum pratense*, *Campanula patula*, *Carex pallescens*, *Deschampsia cespitosa*, *Hypericum maculatum*). По отношению к другим ассоциациям свежих лугов в овсецовых лугах чаще и обильнее встречаются некоторые виды остепненных лугов и луговых степей (*Galium verum*, *Medicago falcata*, *Tragopogon pratensis*, *Abietiella abietina*), а также виды боровых пустошей (*Thymus serpyllum*, *Viscaria vulgaris*) и виды, несколько более ксерофильные по сравнению с типичными луговыми мезофитами (*Campanula glomerata*, *C. rotundifolia*). Этих положительно и отрицательно характеризующих овсецовые луга видов достаточно, чтобы рассматривать эти луга как отдельную ассоциацию на фоне всего разнообразия лугов Северо-Запада.

Встречается эта ассоциация на береговых валах в пойме р. Плюсы и по берегу Чудского озера в Псковской обл., на береговом валу Курголовского п-ова, на коренном берегу р. Оредеж, на моренном холме в заказнике «Красная гора», на известняковых карьерах Путиловской возвышенности к востоку от Петербурга, на высоких гривах в пойме р. Чагоды, в Вологодской обл. В большинстве случаев овсецовые луга связаны с почвами, богатыми известью и более сухими, чем под остальными ассоциациями свежих лугов.

Асс. Trifolietum montani

Trifolium montanum, как и *Helictotrichon pubescens*, является одним из доминирующих видов остепненных лугов Северо-Запада, но иногда он доминирует в сообществах, где отсутствуют или очень редки виды остепненных лугов. В эту ассоциацию включены сообщества, в которых преобладают *Trifolium montanum* или *Briza media*. Распространены эти сообщества главным образом в южной половине Псковской обл.

В характерную комбинацию Trifolietum montani входят *Trifolium montanum*, *Briza media*, *Pimpinella saxifraga*, *Leontodon hispidus*, *Galium mollugo*, *Achillea millefolium*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica chamaedrys*, *Plantago lanceolata*. Группы описаний с преобладанием *Trifolium montanum* и *Briza media* очень сходны по постоянству и обилию видов, в связи с чем никакие субассоциации не выделялись. Для этой ассоциации характерно относительно высокое постоянство *Primula veris*, *Agrimonia eupatoria*, *Ranunculus polyanthemos*, *Centaurea scabiosa*, *Potentilla argentea*, *Linum catharticum*, *Carlina vulgaris*. Видовой состав этой ассоциации свидетельствует о ее южном положении на Северо-Западе и несколько более сухих почвах.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. 390 p.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 2. Порядок Galietalia veri. 1990а. Деп. в ВИНИТИ. 23 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 3. Пор. Molinietalia. 1990б. Деп. в ВИНИТИ. 57 с.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Василевич В. И. Эколого-фитоценотическая или флористическая классификация растительности. Гидроботаника: методология, методы. Рыбинск, 2003. С. 118—125.

Козлова Г. И. Основные формации лугов Вологодской области и их связи с условиями среды // Вестн. ЛГУ. Сер. геол. и геогр. 1963. Вып. 1. С. 71—82.

Матвеева Е. П. Луга Советской Прибалтики. Л., 1967. 335 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. О высших единицах синтаксономии равнинных гликофитных лугов европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 93—104.

Ниценко А. А. Луга Ленинградской области и меры их улучшения // Вестн. ЛГУ. Сер. биол., геогр. и геол. 1955. Вып. 4. С. 3—14.

Сабардина Г. С. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига, 1957. 304 с.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М. Флористическая классификация растительности лугов пойм рек Удмуртии // Вопросы динамики и синтаксономии антропогенной растительности. Уфа, 1986. С. 66—76.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. IV. Флористическая классификация растительности лугов пойм рек Удмуртии. Деп. в ВИНИТИ. 1986. 67 с.

Турубанова Л. П. Сообщества поймы р. Вычегды. Кл. Molinio—Arrhenatheretea // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 69—79.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ямалов С. М. Настоящие луга порядка Arrhenatheretalia в Республике Башкортостан // Растительность России. 2005. № 7. С. 97—111.

Bálatová-Tuláčková E. Über Vegetationseinheiten der Wiesen im Landschaftsschutzzgebiet Ždanske vrchy. II // Preslia. 1985. Vol. 57. N 3. S. 247—261.

Blažkova D. Pflanzensoziologische Studie über die Wiesen der Südböhmischen Becken // Studie ČSAV. 1973. Vol. 10. 170 S.

Blažkova D. Vegetation der Frischwiesen des böhmischen Erzgebirges und der angrenzenden Gebiete. I. Naturverhältnisse, Trockenrasen, Weiden und Wiesen des Gebirgsraums // Fol. Museum rer. Natur. Bohem. Occid. Botanica. 1991a. Vol. 33. S. 1—46.

Blažkova D. Vegetation der Frischwiesen des böhmischen Erzgebirges und der angrenzenden Gebiete. II. Gesellschaften des höheren Gebirgsraum // Fol. Museum rer. Natur. Bohem. Occid. Botanica. 1991b. Vol. 34. S. 1—64.

Borhidi A. Die Steppen und Wiesen im Sandgebiet der Kleinen Ungarischen Tiefebene // Acta bot. Acad. Sci. Hungariae. 1956. Vol. 2. N 3—4. S. 241—274.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien, 1951. 631 s.

Denisiuk Z. Łąki pólnocnej części Puszczy Niepolomickiej // Studia naturae. Ser. A. 1976. N 13. S. 7—99.

Eggler J. Wiesen und Wälder des Saßtales in Steiermark // Mitt. Naturwiss. Vereines für Steiermark. 1958. Bd 88. S. 23—50.

Eggler J. Wiesen und Wälder im oststeirisch-burgenländischen Grenzgebiet // Mitt. Naturwiss. Verein Steiermark. 1959. Bd 89. S. 5—34.

Fiałkowski D., Mucha T., Polski A. Stosunki geobotaniczne rezervatu Szklarnia // Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska. 1990. Vol. 45. S. 169—196.

Fischer C. Die Vegetation des Naturschutzgebiet «Weiße Laaber bei Waltersberg und seiner Umgebung» // Hoppea. 1999. Vol. 60. S. 393—524.

Grodzinska K. Zespoly łąkowe i polne Wzniesienia Gubałowskiego // Fragm. Flor. et geobot. 1961. Vol. 7. N 2. S. 357—418.

Hofmeister H., Zacharias D. Die Weidegras-Weiden des Lolio-Cynosuretum auf Standortübungsplatz Hildesheim (Niedersachsen) // Tuexenia. 1999. Bd 19. S. 393—404.

Horvatić S. Soziologische Einheiten der Niederungswiesen in Kroatien und Slavonien // Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebensis. 1930. Vol. 5. S. 57—118.

Hueck K. Erlauterung zur Vegetationskundlichen Karte des Endmoränengebiets von Chorin (Uckermark) // Beiträge zur Naturdenkmalpflege. 1931. Bd 14. N 2. S. 107—214.

Hundt R. Beiträge zur Wiesenvegetation Mitteleuropas. I. Die Auenwiesen an der Elbe, Saale und Mulde // Nova Acta Leopoldina. 1958. Bd 20. N 135. 206 S.

Hundt R. Die Bergwiesen des Harzes, Thüringer Waldes und Erzgebierges // Pflanzensoziologie. 1964. Bd 14. 284 S.

Jurko A. Prodromus der Cynosurion-Gesellschaften in der Westkarpaten // Folia geobot. et phytotax. 1974. Vol. 9. N 1. S. 1—44.

Krópačová A. Die Rotschwingelwiesen // Preslia. 1961. Vol. 33. N 3. S. 243—257.

Moraveć J. Wiesen in mittleren Teil des Böhmerwaldes (Šumava) // Vegetace ČSSR. 1965. A1. S. 179—385.

Oberdorfer E. Molinio-Arrhenatheretea // Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 3. Stuttgart, 1983. S. 346—436.

Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. 1 // Pflanzensoziologie. Bd 13. 1964. 324 S.

Reif A., Baumgart Th., Breitenbach I. Die Pflanzengesellschaften des Grünlandes zwieschen Mauth und Finsterau (Hinteren Bayerischen Wald) // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 149—256.

Ružičkova H. Lesné lúky južnej časti Slanských vrchov // Biológia (Bratislava) ser. A. 1987. Vol. 42. N 5. S. 487—496.

Shelyag-Sosonko Yu. R., Sipailova L. M., Solomakha V. A., Mirkin B. M. Meadow vegetation of the Desna floodplain // Folia geobot. phytotax. 1987. Vol. 22. N 2. P. 113—169.

Tumidajowicz D. Zespoły łąkowy okolic Mogilan na Pogórzu Wielickim // Fragm. Flor. Geobot. 1971. Vol. 17. N 4. S. 547—576.

Warthemann G. Entwicklung und gegenwärtigen Zustand des Auengrünlandes an der mittleren Elbe in Sachsen-Anhalt // Kieler Notizen. 2003. Bd 31. S. 1—10.

SUMMARY

Meadow communities with dominance of *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Cynosurus cristatus* and many forb species are polydominant and vary broadly in species composition. These plant community types occupy a great part of upland meadow area in the North-West. Five associations are distinguished that differ in their characteristic species groups. Anthoxantho—Agrostietum is the basic association of upland meadows. Pimpinello—Brizetum medii occurs on intensely used pastures. It includes a variant with dominance of *Cynosurus cristatus*. Geranio pratensi—Brizetum medii is described from Vologda Region. It is a combination of the widespread dominant *Briza media* with species that are absent or rare in the North-West. In Helictotrichetum pubescentis and Trifolietum montani the species predominate which are common in steppe meadows but they occur here without any species of this community type.

УДК 582.272.74 (268.46 + 252.47 + 282.05) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© О. В. Максимова

ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ КАРЛИКОВЫХ И БЕНТОПЛЕЙСТОННЫХ ФУКУСОВЫХ (*FUCALES*, *PHAEOPHYCEAE*)

O. V. MAXIMOVA. THE REVIEW OF INVESTIGATIONS ON DWARF AND BENTHOPLEUSTONIC FUCOID ALGAE (*FUCALES*, *PHAEOPHYCEAE*)

Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН
117997 Москва, Нахимовский проспект, 36
Факс (495) 124-59-83
E-mail: ovmaximova@mail.ru
Поступила 09.10.2006
Окончательный вариант получен 11.01.2007

Представлен обзор работ, отражающий историю изучения карликовых и бентоплейстонных форм фукусовых с XIX в. по настоящее время. Подобные формы фукоидов обитают главным образом в эстуарных районах и сообществах соленых маршей и широко распространены в Мировом океане. Наиболее подробно они изучены в Европе и США. Основной темой дискуссии, продолжающейся уже около 200 лет, служит происхождение этих форм и их таксономический статус. Генетические исследования последнего десятилетия дали много новой информации, но тем не менее вопрос остается открытым.

Ключевые слова: карликовые и бентоплейстонные фукоиды, соленые марши, эстуарии, вегетативное размножение, история науки.

В конце XX в. в Белом море, в эстуарии р. Черная и прилежащем районе (Кандалакшский залив) были обнаружены новые для региона и науки экологические формы *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Максимова, Мюге, 2006, 2007). Они не имели органов прикрепления и вегетировали, будучи погруженными базальными частями талломов в илисто-песчаный грунт или свободно лежа на дне. В мировой альгологической литературе существует огромный пласт работ по бентоплейстонным (неприкрепленным, лежащим на дне) и карликовым фукусовым водорослям — характерным обитателям соленых маршей и эстуарных районов. Они относятся ко многим родам (*Fucus* L., *Ascophyllum* Stackh., *Pelvetia* Decne. et Thur., *Cystoseira* C. Ag., *Hormosira* Menegh.) и широко распространены в Мировом океане: Балтийское море; Новая Земля; о-в Кильдин и др. (Арциховский, 1905); Аркашон, Бискайский залив (Sauvageau, 1908, 1923; Parriaud, 1956); о-в Клэр, Ирландия (Cotton, 1912); Англия, Эссекс (Baker, 1912; Baker, Bohling, 1916); Шотландия (Polderman, Polderman-Hall, 1980); Кардиганшир, Уэльс (Skrine, 1929); Северное море, Wadden Sea (Nienburg, 1932; Hartog den C., 1959; Hoek et al., 1979; Polderman, 1979); Черное море (Морозова-Водяницкая, 1940; Щапова, 1953; Калугина-Гутник, 1975); Норвегия (Jorde, 1966); Шетлендские острова (Dalby, 1985); северо-западное побережье Испании (Niell et al., 1980); Северная Атлантика от Франции до Норвегии (Wynne, Magne, 1991); Лонг-Айленд, Нью-Йорк, США (Brinkhuis, 1977); Мэн, США (Mathieson, Dawes, 2001; Wallas et al., 2004); Новая Зеландия (Chapman, 1959); Восточная Австралия (King, 1981). История борьбы мнений по поводу происхождения и таксономической самостоятельности этих форм фукоидов оказалась неожиданно захватывающей.

В 2005 г. появились публикации, авторы которых утверждают свой приоритет в открытии у фукусовых водорослей вегетативного размножения (Tatarenkov et al., 2005; Bergström et al., 2005). Поскольку карликовые и бентоплейстонные формы размножаются именно вегетативно, мы затронули и эту тему.

История изучения карликовых и неприкрепленных форм фукоидов

История изучения карликовых форм фукоидов восходит к началу XIX в., когда D. Turner (1802) описал карликовую форму *Fucus nodosus* β *minor* (=*Ascophyllum nodosum* var. *minor* (Turner) Batters, 1902), характерную для самого верхнего горизонта скалистой литорали и для соленых маршей (цит. по: Baker, Bohling, 1916). В 1814 г. C. Agardh описал как *Fucus balticus* C. Ag. «маленькую странную водоросль, собранную в шхерах восточного берега Швеции» и представлявшую собой «как бы искаженную миниатюру *Fucus vesiculosus* » (цит. по: Арциховский, 1905 : 9). Позднее C. Agardh пришел к выводу, что это лишь разновидность *F. vesiculosus* и в 1817 г. выделил внутри этой разновидности группы *subecostatus* и *filiformis*, а также описал еще одну карликовую форму этого вида — *F. vesiculosus* f. *nanus* C. Ag. «Однако в этом изменении взглядов C. Agardh'а больше роли играло чутье систематика и ботанико-географические соображения, чем строго проверенные факты» (там же, с. 10).

В течение последующих 100 лет шла не затухающая дискуссия по поводу таксономического положения и происхождения *Fucus balticus*. Одни авторы (Greville, 1826; Kützing, 1849; Гоби, 1874) считали *F. balticus* самостоятельным видом; другие же (J. Agardh, 1848; Caspary, 1872; Reinke, 1889) не признавали этот вид, но и не соглашались с тем, что карликовый фукус происходит от *F. vesiculosus*, полагая его, скорее, модификацией *F. ceranoides* (цит. по: Арциховский, 1905). J. Agardh аргументировал это нехарактерной для *F. vesiculosus* формой резко выдающихся криптостом. Эти исследования нашли свое отражение даже в популярной литературе того времени: в монографии A. Landsborough (1857) описана «a very pleasant excursion» (с. 109), во время которой Dr. Greville показал автору *F. balticus*.

Наиболее весомый вклад в обсуждение данной проблемы внесли F. Kjellman (1890) и N. Svedelius (1901) (цит. по: Арциховский, 1905). Первый, базируясь на огромном материале, указал на целый ряд переходных форм от типичного *F. vesiculosus* к разнообразным карликовым формам и выделил балтийский фукус в особую разновидность *F. vesiculosus* var. *balticus* (C. Ag.) Kjellm. Второй описал 3 серии таких переходных форм, подтвердив и расширив результаты исследований F. Kjellman. Проанализировав материалы, бывшие в распоряжении J. Agardh, он обратил внимание иа однополость растений, доказав таким образом их принадлежность к двудомному *F. vesiculosus*. При выделении форм одним из основных определительных признаков было число и расположение на талломе криптостом.

В настоящее время *F. balticus* не рассматривается в качестве самостоятельного вида, и карликовые морфотипы балтийских фукусов относят к *F. vesiculosus* (http://www.algaebase.org), за исключением недавно описанного *F. radicans* L. Bergström et L. Kautsky (Bergström et al., 2005), о котором речь пойдет ниже.

В. М. Арциховский (1905) приводит краткие сведения и по карликовым формам других видов рода *Fucus*: *F. inflatus* M. Vahl. (= *F. distichus* f. *latifrons* (Foslie) Ju. Petr.), *F. evanescens* C. Ag., *F. distichus* L., *F. platycarpus* Thuret (= *F. spiralis* var. *platycarpus* Batters), *F. ceranoides* L., *F. spiralis* L. Все они образуются в условиях опреснения, отсутствия твердых грунтов, часто — при отделении от субстрата, ряд из них — в верхних отделах литорали. Единственный вид рода, для которого неизвестны карликовые формы, — это *F. serratus* L., который не переносит ни опреснения, ни длительного осушения.

Исследование Арциховского, заказанное Императорским Ботаническим садом, опирается главным образом на материал, полученный в 1901 г. в акватории, прилежащей к порту Аренсбург (ныне Курессааре, Эстония) на о-ве Эзель (ныне о-в Сааремаа, Рижский залив Балтийского моря). В 1903 г. автор собрал карликовые фукусы на западном побережье Балтики: в Кильском фиорде (Германия), в окрестностях Копенгагена (г. Скотсборг, Дания), неподалеку от Лунда (г. Бъерред, Швеция). Н. М. Книпович предоставил ему материал из реликтового оз. Могильное на о-ве Кильдин (Кольское побережье Баренцева моря), а И. В. Палибин — из Крестовой бухты на Новой Земле. Кроме того, Арциховский изучил практически все гербарии крупнейших европейских ботанических институтов и музеев в Стокгольме, Копенгагене, Уппсале и др.

Арциховский привел детальное описание 6 карликовых форм *F. vesiculosus*: f. *nanus* C. Ag., f. *angustifolius* C. Ag., f. *subecostatus* C. Ag. с двумя подформами, f. *filiformis* C. Ag. с двумя подформами, f. *polytomus* Arc., f. *degenerativus* Arc. (рис. 1). Он провел подробные морфометрические исследования всех форм и подформ и отметил наличие переходных рядов между ними. Особое внимание он уделял разнообразным уродствам, нарушениям развития. Эта работа, опубликованная 111 лет назад, во многом сохранила поразительную актуальность. Так, автор отмечал влияние «загрязнения воды человеком» (Арциховский, 1905 : 122) на донные растительные сообщества, указывая на бурное развитие зеленых водорослей в ущерб бурым и большинству красных в местах, сильно загрязненных бытовыми стоками. Именно неблагоприятными условиями обитания Арциховский объяснял изменения в морфологии фукоидов, характеризуя этот процесс как дегенерацию или филонекроз — «процесс медленного разрушения видовой организации, сопровождающийся морфологическими изменениями организма. Эти изменения иной раз бывают очень резки; в других случаях они сравнительно ничтожны» (Арциховский, 1905 : 151). Комплекс неблагоприятных факторов начинает влиять на растение или в результате его отрыва от субстрата, или из-за загрязнения местообитания. Причем эти случаи функционально сходны: или загрязнение «приходит» к растению (и тогда образуются прикрепленные карликовые формы с выраженными пороками развития), или оторванное растение перемещается в неблагоприятные условия. «В деле загрязнения воды наиболее важную роль играют: 1) приморские города и 2) скопления большого количества обрывков водорослей» (Арциховский, 1905 : 152). Так, неприкрепленный карликовый *F. vesiculosus* f. *angustifolius* встречается в донных валах оторванных штормами разлагающихся водорослей (в основном зеленых), продуцирующих массу биогенных элементов и сероводород, что не может не сказаться на морфологии олигосапробного фукуса (Арциховский, 1905 : 29—37).

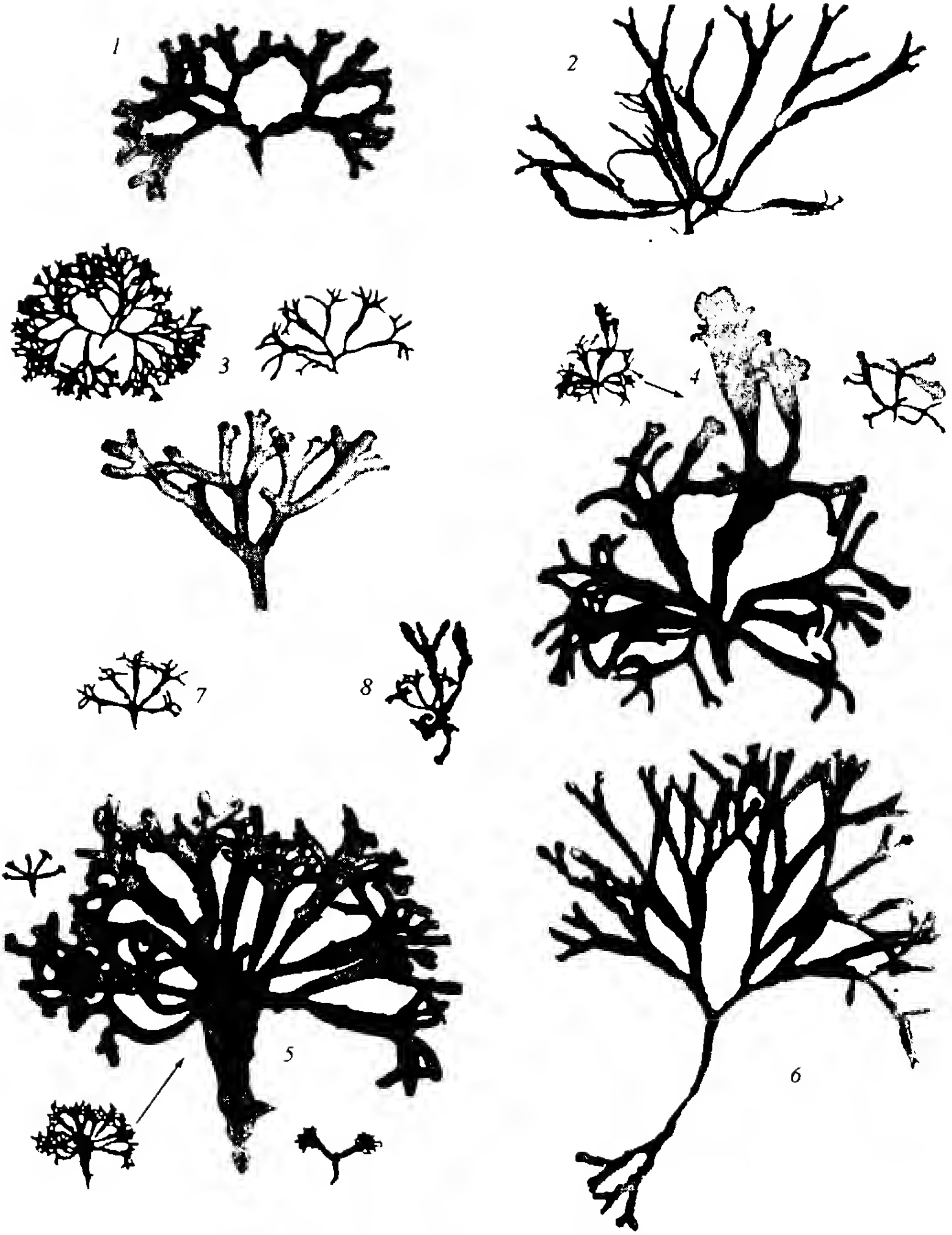


Рис. 1. Карликовые формы *Fucus vesiculosus* из Балтийского моря.

1 — f. *nanus* (нат. величина); *2* — f. *subecostatus* α (нат. величина); *3* — f. *filiformis* (два таллома, нат. величина, крупно — веточка, увелич. в 4 раза); *4* — f. *polytomus* (два таллома, нат. величина, крупный — увелич. в 4 раза); *5* — f. *degenerativus* (три таллома, нат. величина, крупный — увелич. в 4 раза); *6* — переход от f. *angustifolius* к f. *subecostatus* (от места отрыва отрастает новая ветка); *7* — переход от f. *filiformis* к f. *polytomus* (нат. величина); *8* — экземпляр f. *polytomus*, выросший на f. *subecostatus* β (нат. величина) (по: Арциховский, 1905).

Арциховский отверг мнение J. Agardh (1824, цит. по: Арциховский, 1905), который считал, что карликовость балтийских фукусов вызвана пониженной соленостью воды, справедливо замечая, что «нормальный» *F. vesiculosus* растет здесь при такой же солености (хотя и указывает на общую угнетенность зарослей у восточного побережья Балтики по сравнению с западным). Не соглашался он и со Svedelius (1901), утверждавшим, что угнетенное состояние фукусов определяется их оторванностью от субстрата, хотя признавал, что этот фактор, несомненно, играет большую роль в изменениях морфологии. Арциховский отмечал, что морфологическая реакция на отделение от субстрата происходит очень быстро. Так, на плавающих талломах *F. vesiculosus*, попавших в условия более высоких освещенности и температуры на поверхности воды, обычно хорошо заметно резкое сужение таллома, образовавшееся после отрыва от субстрата, и плавающий таллом уже не достигает изначальной ширины.

Это наблюдение совершенно совпадает с нашими данными: после пребывания в неблагоприятных условиях (в лаборатории при повышенной температуре и высокой освещенности, по 5—7 ч ежедневно в течение 2—3 сут) молодые прикрепленные растения *F. vesiculosus* образовывали на апикальном конце такое же сужение-перетяжку. При возвращении их в нормальные условия (in situ) таллом постепенно приобретал нормальную ширину, но перетяжка сохранялась.

Формы фукусов, описанные Арциховским и его предшественниками, характеризуются рядом общих черт. Прежде всего, это сильно уменьшенные по сравнению с «нормальными» растениями размеры, как по длине, так и по ширине таллома. Часто встречаются талломы с закрученными ветвями (курчавые). Оторванные талломы демонстрируют высокую способность к ветвлению, в том числе к образованию адвентивных ветвей, отходящих как от апексов, так и от срединной жилки, и даже от базального оторванного конца (рис. 1, *б*). У водорослей, в норме несущих плавательные пузыри, их карликовые формы лишены этих структур. В большинстве случаев на таких талломах или совсем нет рецептакулов, или они уродливы и часто бесплодны (хотя встречаются примеры, напротив, их ненормального гигантизма). Такие растения размножаются вегетативным способом.

Наконец, особое внимание автор, вслед за своими предшественниками, уделяет развитию криптостом. У многих карликовых форм обычные 4 ряда криптостом (2 на одной стороне таллома, 2 — на другой) при сужении листовидных частей редуцируются до 2, смещенных к краю крыла. Иногда они буквально окаймляют крыло. В некоторых случаях криптостомы становятся более выпуклыми и заметными, в некоторых, напротив, редуцируются до едва заметных пор. У наиболее дегенеративных форм они теряют упорядоченное расположение, их число резко сокращается, вплоть до полного исчезновения.

Существенно то, что Арциховский описывает растения, обитающие главным образом в подводных условиях (донные валы водорослей) или плавающие на поверхности воды, т. е. не испытывающие длительного осушения. В его работе нет упоминаний о карликовых формах, характерных для маршевых и эстуарных местообитаний, изучение которых стало основным в XX в. Однако морфологические особенности карликовых фукоидов вне зависимости от их местообитания остаются общими.

C. Sauvageau (1908, 1923) исследовал два бентоплейстонных вида маршевых фукоидов с побережья Франции (Arcachon) — *F. platycarpus* и *F. lutarius* Kütz., а также выделил *F. lutarius* var. *arcassonensis* Sauv. Он считал маршевые фукусы самостоятельными видами, имеющими родственные связи скорее с *F. spiralis*, чем с *F. vesiculosus*. Во-первых, потому, что талломы этих фукусов никогда не имели воздушных пузырей, а во-вторых, потому, что все фертильные растения были исключительно женскими. Sauvageau считал, что это свидетельствует о редукции изначально гермафродитных концептакулов (как у *F. spiralis*) до чисто женских, а не об отсутствии в маргиальной популяции мужских особей двудомного вида (как *F. vesiculosus*). Позже М. Parriaud (1956) предложил выделить из *F. lutarius* самостоятельный вид *Fucus arcassonensis* (Sauv.) Parr.

A. Cotton (1912), исследуя морские водоросли о-ва Клэр (Ирландия), впервые описал похожий на бурый мох карликовый фукус, талломы которого были погружены в субстрат, не имели воздушных пузырей, органов прикрепления и размножения и росли среди высшей литоральной растительности плотными куртинками. Он счел эту водоросль дериватом *F. vesiculosus* и назвал ее *F. vesiculosus* var. *muscoides* Cotton, положив начало почти вековому спору по поводу ее происхождения и таксономического статуса.

Одновременно S. Baker (1912) опубликовала результаты исследований флоры бурых водорослей соленых маршей Англии. Часть натурных работ была выполнена в эстуарии и прилежащих маршах реки Blackwater, Эссекс. Были описаны разновидности *Pelvetia canaliculata* (L.) Decne et Thur.: бентоплейстонная var. *libera* Baker и карликовая var. *coralloides* Baker. Первая характеризовалась выраженной курчавостью талломов (длиной до 15 см) и огромным числом пролифераций. Талломы второй (1—4 см дл.) были погружены базальной частью в илистый грунт. Обе разновидности были лишены рецептакулов и размножались только вегетативно — фрагментацией талломов. Они встречались среди зарослей высших растений, главным образом *Salicornia europaea*. Кроме того, был обнаружен *Fucus volubilis* Huds., неприкрепленные и погруженные в грунт талломы которого тоже были сильно спирально закручены и активно пролиферировали. Автор отметила сходство последнего с *F. lutarius*, и, обсуждая таксономический статус маршевых фукоидов, высказала неуверенность в видовом ранге указанных фукусов. Предвосхитив современный взгляд на проблему, Baker предположила, что разные виды (*F. vesiculosus* и *F. spiralis*) в сходных условиях могут давать очень близкие по морфологии разновидности.

Два основных вопроса неизменно встают перед исследователями маршевых и эстуарных бентоплейстонных и карликовых фукоидов: 1) являются ли они самостоятельными видами или только формами (вариететами, экадами) известных прикрепленных видов из «нормальных» условий; 2) какие именно из прикрепленных видов были их предками (Baker, Bohling, 1916 : 328). Baker и Bohling провели подробный анализ собственных и литературных данных и предложили достаточно стройную систему известных к тому времени неприкрепленных маршевых фукоидов. Они исследовали несколько групп маршевых фукоидов, происходящих от *Pelvetia canaliculata* (L.) Decne et Thur., *Ascophyllum nodosum*, *F. vesiculosus*, *F. spiralis*, *F. ceranoides*, встречающихся в Европе (Великобритания, Испания, Франция, Балтийское море) и США.

Были выделены 2 основные группы аберрантных фукоидов: собственно маршевые, погруженные нижней частью талломов в субстрат, и неприкрепленные, свободно лежащие на субстрате (см. таблицу). Основными чертами всех этих растений были: 1) отсутствие нормальных органов прикрепления; 2) преобладание вегетативного размножения над половым; 3) в случае наличия рецептакулов их верхушечное положение и 4) многочисленные, главным образом маргинальные криптостомы (Baker, Bohling, 1916 : 330). Наибольшее разнообразие модификаций было обнаружено у *Fucus vesiculosus* — 3 маршевые экады (*volubilis* (Turner) Baker et Bohling, *caespitosus* Baker et Bohling, *muscoides* (Cotton) Baker et Bohling), объеди-

Карликовые и бентоплейстонные экады и разновидности фукоидов
и их связь с исходными прикрепленными формами
(по: Baker, Bohling, 1916; Skrine, 1929; Максимова, Мюге, 2006, 2007)

Исходные виды	Экады и разновидности	Облик, главные черты	Размножение
	Мегэкада *limicola* — ильная		
Pelvetia canaliculata (L.) Decne. et Thur.	ecad *libera* Baker	Курчавая, БП	Вегетативное
	ecad *coralloides* Baker	К, ПВГ	»
	ecad *radicans* Foslie	К, ПВГ, иногда есть ризоиды	»
	ecad *muscoides* Scrine	К, ПВГ (самая мелкая)	»
Ascophyllum nodosum (L.) Le Jolis	var. *minor* (Turner) Batters	К, ПВГ или прикрепленная	Вегетативное и половое
	Мегэкада *limicola* — ильная		
	ecad *mackaii* (Turner) Cotton	Спутанная, БП, редко с рцпт.	Вегетативное и половое (?)
	ecad *scorpioides* (Horn.) Hauck	Спутанная, БП	Вегетативное
	ecad *muscoides* Maximova et Mugue	К, ПВГ	»
	Мегэкада *limicola* — ильная		
Fucus vesiculosus L.	Маршевая группа:	Есть краевые криптостомы	
	ecad *volubilis* (Turner) Baker et Bohling	Курчавая, иногда К, ПВГ	Вегетативное
	ecad *caespitosus* Baker et Bohling	К, иногда курчавая, ПВГ	»
	ecad *muscoides* (Cotton) Baker et Bohling	К (самая мелкая), ПВГ	»
	Бентоплейстонная группа:	Криптостомы изменчивы	
	ecad *nanus* (C. Ag.) Baker et Bohling	К, БП, криптостомы слабо развиты	»
	ecad *subecostatus* (C. Ag.) Baker et Bohling	К, БП, криптостомы ярко выражены	»
	ecad *filiformis* (C. Ag.) Baker et Bohling	К, криптостом нет	»
	ecad *vehovianus* Maximova et Mugue	БП, криптостом нет	Вегетативное и половое (?)
Fucus spiralis L.	var. *nana* Kjellm.	К, прикрепленная	Половое
	Мегэкада *limicola* — ильная		
Fucus ceranoides L.	)*	К, курчавая, БП или ПВГ	Вегетативное
	Мегэкада *limicola* — ильная		
Fucus inflatus M. Vahl. (= *F. distichus* f. *latifrons* (Foslie) Ju. Petr.)	ecad *membranaceus* Baker et Bohling	К, курчавая, БП	Вегетативное и половое

Примечание. Часть указанных экад — синонимы форм, выделенных Kützing (1860), Арциховским (1905), Sauvageau (1908): *F. vesiculosus* ecad *volubilis* = *F. lutarius* Kütz.; *F. vesiculosis* ecad *caespitosus* = *F. vesiculosus* var. *arcassonensis* Sauv.; *F. vesiculosus* ecad *nanus* = *F. vesiculosus* f. *degerativus* Arc.; *F. vesiculosus* ecad *filiformis* = *F. vesiculosus* f. *polytomus* Arc. К — карликовая, БП — бентоплейстонная, ПВГ — погруженная основанием теллома в грунт, крипт. — криптосомы, рцпт. — рецептакулы.)* — собственно экада не выделена.

ненные в мегэкаду *limicola* (рис. 2), и 3 неприкрепленные экады — *nanus* (C. Ag.) Baker et Bohling, *subecostaus* (C. Ag.) Baker et Bohling и *filiformis* (C. Ag.) Baker et Bohling. Все они характеризуются вегетативным способом размножения. Таким образом, Baker решила поставленный ею в 1912 г. вопрос о видовом статусе *F. volubilis*, снизив его ранг даже не до разновидности, но до экологической формы.

Авторы приводят интересные сведения, касающиеся изменений в репродуктивных структурах *F. ceranoides*: у неприкрепленных талломов даже в пределах одного рецептакула разные скафидии могут быть как чисто мужскими или чисто женскими, так и гермафродитными с преобладанием антеридиев или оогониев.

В мегэкаду *limicola* были включены также 3 экады *Pelvetia canaliculata* (*libera*, *coralloides* и *radicans* Foslie) (см. таблицу, рис. 2, *5*, *7*); 2 экады *Ascophyllum nodosum* (*mackaii* (Turner) Cotton и *scorpioides* (Horn.) Hauck) (рис. 2, *4*); 1 экада *Fucus inflatus* (=*F. distichus*), 1 экада *F. ceranoides* (рис. 2, *2*). Лишь у вида *F. spiralis* не было обнаружено типично маршевых форм, погруженных основанием таллома в субстрат, а только бентоплейстонные формы.

Термин «экада», введенный F. E. Clements (1905; цит. по: Baker, Bohling, 1916 : 346—347), предложен для форм фукоидов вместо ранее употреблявшегося «varietas». Экада, по определению Clements, это новая форма, появившаяся в результате адаптации и изменения морфологии при освоении нового местообитания. Таким образом, Baker и Bohling подчеркивают, что маршевые фукоиды не являются самостоятельными таксономическими единицами, но лишь экологическими формами, адаптивными модификациями известных видов, что подтверждается общностью черт дериватов различных видов, обитающих в сходных условиях (рис. 2, *1*, *2*, *5*). Для «мохообразного» фукуса они сохранили название, предложенное Cotton (1912), но заменили разновидность (varietas) на экологическую форму (ecad).

В 1929 г. P. M. Skrine описала еще одну карликовую маршевую форму пельвеции — *Pelvetia canaliculata* ecad *miscoides* (Dovey salt-marsh, Уэльс), отличающуюся от ecad *coralloides* цилиндрическим талломом без признаков желобка (рис. 2, *6*). Как и экада *coralloides*, она была тесно ассоциирована с зарослями галофита *Salicornia europaea*.

На о-ве Силт (Северное море, Wadden Sea) была обнаружена совершенно необычная фукусовая водоросль, обитающая на мидийных банках. Она представляла собой свободно лежащие талломы, лишенные подошвы, но вторично прикрепленные к грунту биссусом мидий. У нее не было воздушных пузырей, рецептакулы были только женские, уплощенные, разветвленные, причем от их верхушек отрастали вегетативные ветви, так, что сами рецептакулы оказывались фактически в середине таллома. В 1932 г. W. Nienburg назвал этот фукоид *Fucus mytili*, придав ему, таким образом, видовой ранг. Позже, рассматривая водорослевые сообщества побережья Нидерландов, в том числе формацию *Fucus*, C. den Hartog (1959) предположил, что эта водоросль является лишь формой *F. vesiculosus*: он выявил полный переходный ряд от обычного фукуса к этой необычной форме, и у него не осталось сомнений в том, что «*F. mytili* is merely an anomalously developed form of the dioecious *F. vesiculosus*» (с. 182). Он отмечает, что находил и прикрепленные биссусом оторванные талломы *F. serratus*, но они вскоре погибали, поскольку этот вид менее экологически пластичен.

В 1979 г. C. van den Hoek с соавт. в обширном исследовании водорослей и морских трав в Wadden Sea описал среди прочих сообщество *F. vesiculosus* на мидийных банках в нижней литорали. К этому времени P. Nienhuis (1970, цит. по: ibid.) уже перевел *F. mytili* в ранг формы (*F. vesiculosus* f. *mytili* (Nienburg) Nienhuis), однако van den Hoek не согласился даже с таким понижением ранга. Ссылаясь на мне-

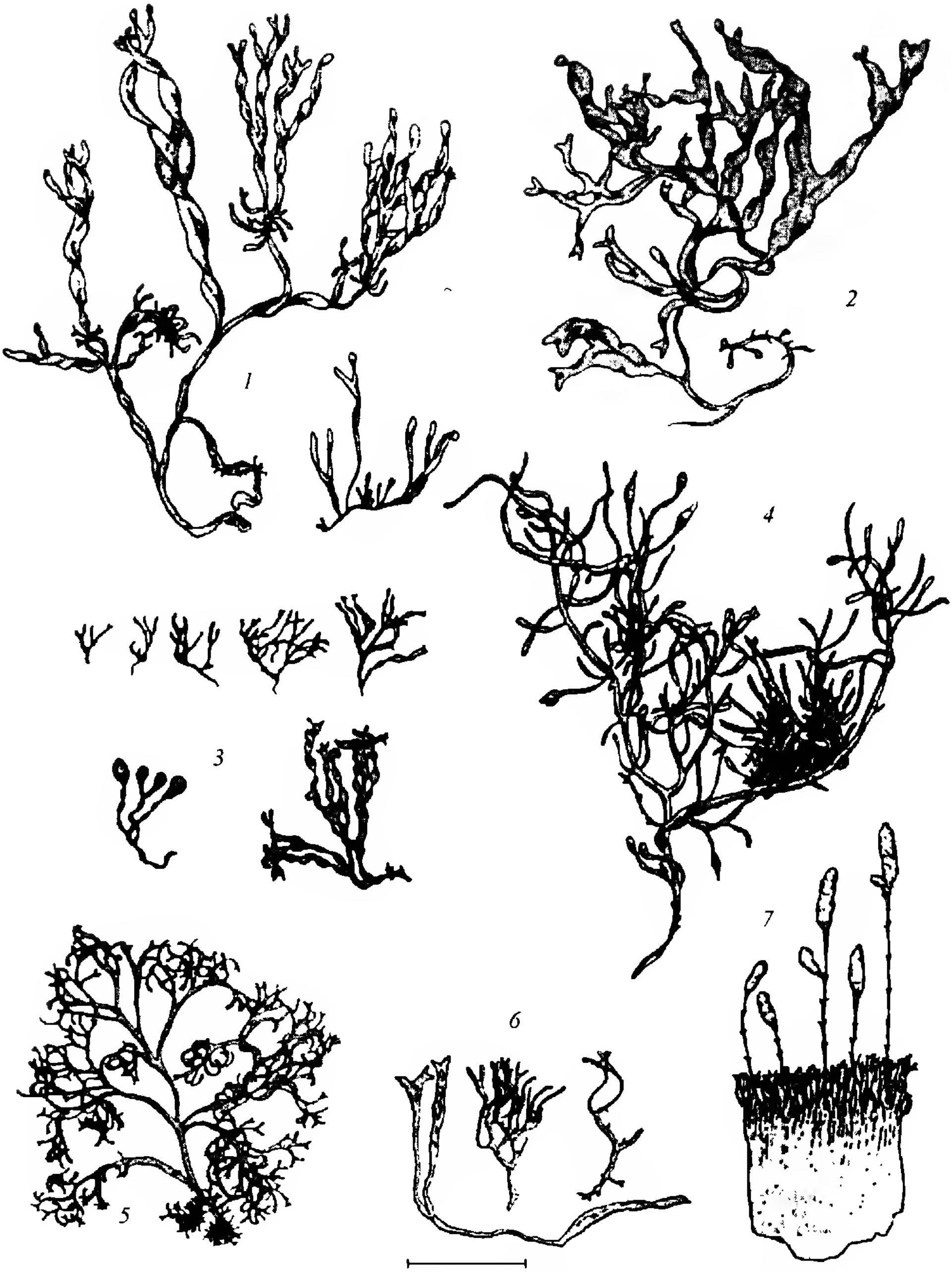


Рис. 2. Экологические формы фукоидов из мегэкады *limicola* (ильная).

1 — *Fucus vesiculosus* ecad *volubilis*; *2* — *F. ceranoides* megecad *limicola*; *3* — *F. vesiculosus* ecad *caespitosus*, переход к ecad *volubilis*; таллом с рецептакулами — редкое явление; *4* — *Ascophyllum nodosum* ecad *scorpioides* с пучком адвентивных веточек и мелкими рецептакулами; *5* — *Pelvetia canaliculata* ecad *libera* (помечены пучки адвентивных веточек); *6* — *P. canaliculata* ecad *muscoides*; *7* — *P. canaliculata* ecad *coralloides* вместе с побегами *Salicornia europaea* (*1*—*4* — по: Baker, Bohling, 1916; *5*, *7* — по: Baker, 1912; *6* — по: Skrine, 1929). Масштабная линейка: *6* — 1 см.

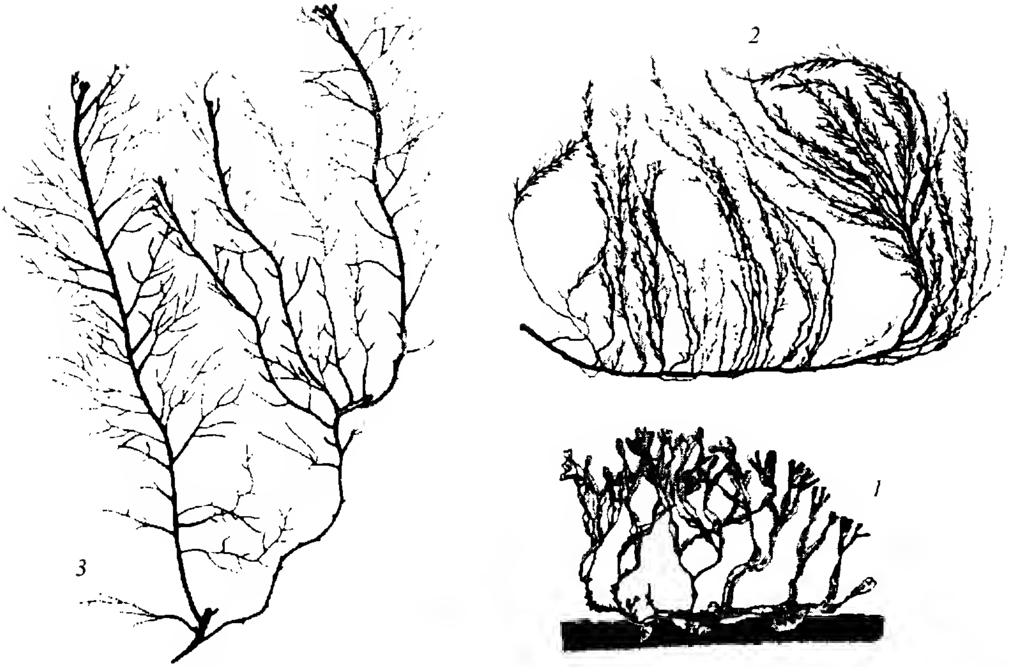


Рис. 3. Неприкрепленные фукоиды.
1 — *Fucus vesiculosus* «f. *mytili*» (по: C. van den Hoek et al., 1979); *2* — *Cystoseira barbata* var. *repens* (по: Щапова, 1953); *3* — она же (по: Калугина-Гутник, 1975).

ние den Hartog (личное сообщение), он утверждал, что эта «форма» — всего лишь модификация *F. vesiculosus*, образующаяся, когда его оторванные талломы «улавливаются и прикрепляются биссусом» к банкам. Однако следует отметить, что приведенный в данной статье рисунок (заимствованный, впрочем, из более ранней публикации Nienburg, 1927) не имеет почти ничего общего с изображением *Fucus mytili*, приведенным при описании вида (Nienburg, 1932). Лишенная пузырей и рецептакулов веточка *F. vesiculosus*, «заякоренная» несколькими мидиями, действительно настолько лишена индивидуальности, что явно не заслуживает таксономической самостоятельности (рис. 3, *1*).

На протяжении XX в. альгологи еще не раз обращались к проблеме карликовых и бентоплейстонных фукоидов. A. Mathieson и C. Dawes (2001) цитируют ряд работ, в которых анализируются вопросы происхождения этих форм и причины их морфологических особенностей. Так, по мнению F. Fritsch (1945), все карликовые и/или неприкрепленные формы происходят от прикрепленных растений характерных местных видов («derived by vegetative propagation from saxicolous types», с. 173). Изменения морфологии разные авторы связывали с недостатком питательных веществ, пониженной соленостью, длительным периодом осушения и низкими показателями движения воды (Boney, 1966; Chapman, 1964, цит. по: ibid.).

В 1940 г. Н. М. Морозова-Водяницкая подробно описала неприкрепленную форму черноморской *Cystoseira barbata* (Stack.) C. Ag., которую она обнаружила в Джарылгачском заливе и в ряде бухт под Севастополем. Эта форма обитала среди высшей водной растительности (рдестов и *Ruppia spiralis*), причем удерживалась на месте, запутываясь и обвиваясь вокруг стеблей высших растений. Автор рассматривает такое крепление как своеобразную форму эпифитизма. Более того, были обнаружены мелкие веточки цистозиры, которые Морозова-Водяницкая сравнивает с вегетативными «почками» *Sphacelaria cirrhosa*. Густо ветвящиеся на апикальном конце, они имели очень тонкую «ножку», которая легко отламывалась, после чего веточки, перенесенные течениями, цеплялись за другие растения (например, водоросль *Cladostephus spongiosus*) и продолжали расти эпифитно. У скальной цистозиры такие веточки не образуются. Иногда талломы образуют длинные ризоидные нити и с их помощью еще надежнее «заякориваются» на других растениях. Автор отмечает и другой, более обычный, способ вегетативного размножения: длинные ползучие побеги цистозиры фрагментируются, и каждый фрагмент дает начало новому таллому. «Таким образом, лишенная подошвы цистозира подтверждает биологический закон: меньшая интенсивность полового размножения восполняется усиленным бесполым, в данном случае вегетативным размножением» (с. 216). Морозова-Водяницкая подчеркивает, что «цистозира на илистом грунте является лишь экологической формой типичной цистозиры, обитающей на скалах» (с. 218). Впоследствии Т. Ф. Щапова (1953) назвала ее «форма ползучая», а А. А. Калугиной-Гутник (1975) она указывалась как *C. barbata* var. *repens* A. Zin. et Kalug. (рис. 3, *2*, *3*).

V. Chapman (1959), описывая 14 сообществ водорослей соленых маршей и мангровых зарослей, выделил «La société à Fucacées limicoles» (с. 160), куда отнес неприкрепленные экады *F. vesiculosus* (*volubilis*, *caespitosus* и *muscoides*), *F. spiralis* ecad *lutarius*, *P. canaliculata* ecad *libera* и ряд других. Он особо подчеркнул, что неприкрепленные «ильные фукоиды» не достигают половой зрелости, так же как и другие бентоплейстонные водоросли, например красная водоросль *Gracilaria secundata* f. *flagellifera*.

Chapman (1959) также упоминает неприкрепленную *Hormosira banksii* (Turner) Decaisne как единственный пример подобных форм фукоидов в Южном полушарии (Новая Зеландия). Позднее подробное исследование бентоплейстонной формы *H. banksii* из Восточной Австралии (Botany Bay, район Сиднея) было проведено R. King (1981). Неприкрепленная хормозира образует скопления на площади более 100 га на границе мангровых болот и соленых маршей. Для нее, как и для аналогичных форм из Северного полушария, характерны отсутствие или недоразвитость органов размножения и прикрепления, уменьшение размеров таллома в сочетании с более интенсивным ветвлением. Однако в местообитаниях с пониженной соленостью бентоплейстонная хормозира образует, напротив, очень длинные и слабо ветвящиеся талломы.

В 1964 г. J. Feldmann и F. Magne в работе, посвященной морской флоре района Station Biologique de Roscoff, Франция, выделили карликовый маршевый фукус в отдельный вид *Fucus muscoides* (Cotton) J. Feldmann et Magne. Это был тот же самый «remarkable dwarf *Fucus*» (Mathieson, Dawes, 2001 : 196), который Cotton (1912) обнаружил на торфяных соленых маршах Ирландии и описал как вариетет фукуса пузырчатого (*F. vesiculosus* var. *muscoides*), а Baker и Bohling (1916) — как одноименную экаду того же вида.

J. Chock и A. Mathieson (1976) провели детальное исследование распространенного в соленых маршах Grear Bay Estuary System (Нью-Гэмпшир — Мэн, США) *Ascophyllum nodosum* ecad *scorpioides*. Они проследили сезонную динамику биомассы прикрепленной и бентоплейстонной форм и отметили, что обилие экады возрастает после сезонов штормов, во время которых аскофиллум теряет много ветвей. Авторы отметили ряд переходных форм между типичной прикрепленной и экадой, в том числе несущие зрелые рецептакулы. Однако рецептакулы на неприкрепленных талломах обычно немногочисленны и уродливы. Еще одна неприкрепленная экада аскофиллума — ecad *mackaii* — рассматривается как переходная от прикрепленной формы к ecad *scorpioides*: для экады *mackaii* характерно наличие рецептакулов, а экада *scorpioides* обычно их лишена.

Позднее Mathieson с соавт. (1982), работая в том же районе Great Bay, изучали влияние ледового покрова на популяцию *A. nodosum*. Показано, что передвижения льда уносят до 50 % осенней биомассы прикрепленного аскофиллума. Дальнейшая судьба вмерзших в лед фрагментов зависит от того, куда их вынесет: на берег, где образуются выбросы, или на соленый марш. В выбросах растения вскоре погибают, при этом служат важным источником азота в детрите. Вынесенные в маршевые районы талломы играют роль «посевного материала» для экады *scorpioides*. Наиболее массовая встречаемость экады совпадает по времени с таянием льда. Таким образом, морфологическая трансформация оторванных таллюмов происходит очень быстро.

В конце 1970-х—начале 1980-х годов вышло несколько статей P. J. G. Polderman, посвященных сообществам соленых маршей Wadden Sea (юго-восточная часть Северного моря) и Шотландии. Отмечено, что маршевые фукоиды (*F. spiralis* megecad *limicola*, *F. spiralis* var. *nana*, *F. vesiculosus* ecad *muscoides*, *A. nodosum* ecad *scorpioides*) не только широко распространены в североевропейских маршах, но и играют весьма существенную экологическую роль. Так, в Шотландии карликовый *F. vesiculosus* ecad *muscoides* в 6 маршах из обследованных 15 был абсолютным доминантом донной растительности (Polderman, Polderman-Hall, 1980). Исследования продукционных характеристик фукоидов соленых маршей показали, что первичная продукция неприкрепленного *F. vesiculosus* и *A. nodosum* ecad *scorpioides*, определенная по интенсивности фотосинтеза, достигает 315 г · С/м^2 в год, а методом непосредственных измерений (standig crop) — до 155 г · С/м^2 в год. Несмотря на различные значения продукции, полученные разными методами маршевые фукоиды, несомненно, являются важнейшими продуцентами в этих экосистемах, особенно в те периоды, когда прекращается сезонная вегетация высшей литоральной растительности (*Spartina alterniflora*) (Brunkhuis, 1977). *F. vesiculosus* ecad *muscoides* считается одним из пионеров заселения соленых маршей, его наличие способствует более интенсивному укоренению и росту высшей водной растительности, в первую очередь *Salicornia europaea*. Фукоиды укрепляют субстрат за счет своих клейких полисахаридных экзометаболитов, а также создают эффект мульчирования, предохраняя галофиты от высыхания и перегрева (Baker, 1912; Baker, Bohling, 1916; Davy et al., 2000).

Экологическое направление в изучении маршевых фукоидов (*A. nodosum* ecad *scorpioides* и *F. vesiculosus* megecad *limicola*) продолжили работы по их взаимодействию с галофитом *Spartina alterniflora* в Канаде и США. Сосуществование этих видов названо почти облигатным. Показано благоприятное взаимовлияние растений: покров спартины препятствует губительному иссушению обитающих в нижнем ярусе водорослей, фотоингибированию фотосинтеза, защищает их от штормового воздействия, а те, в свою очередь, перегнивая, служат для нее источником питательных веществ (Chapman, Chapman, 1999; Gerard, 1999).

В 1970-х годах в Белом море, в устье р. Кислая (губа Кислая, район Кузокоцкого п-ва, Кандалакшский залив), мы обнаружили маленькую локальную популяцию карликового фукуса своеобразного облика. На илисто-песчаной отмели было замечено множество, как показалось, свободно лежащих шаровидных рецептакулов (не более 0.3 см в поперечнике). Однако при ближайшем рассмотрении они оказались не сброшенными, а венчающими веточки мелких (3—6 см) талломов, почти полностью погруженных в грунт. Наряду с генеративными окончаниями над его поверхностью возвышались примерно на 0.3—0.5 см апикальные части вегетативных веточек. Погруженные в грунт талломы были обильно разветвлены (на одном из них было 102 генеративных окончания при 51 вегетативном), не имели выраженных подошв, но тем не менее росли прикрепленными к мелким камешкам в толще грунта. Все апексы у этих растений находились на одном уровне, заданном поверхностью грунта, и поэтому габитус талломов напоминал соцветие «щиток» высших растений. Воздушных пузырей на талломах не было (Максимова, 1980). Эти мелкие фукусы, несомненно, представляли собой модификацию обильно представленного здесь (как в русле самой реки, так и в губе) *F. vesiculosus*, поскольку другие представители рода в сильно опресненной губе не встречались. К сожалению, через несколько лет в результате строительства изменились гидрологические условия, отмель исчезла, а вместе с ней и эта модификация. Из описанных в литературе она более всего напоминала «плодоносящий» вариант таллома *F. vesiculosus* ecad *caespitosus* (рис. 2, *3*) и отчасти *F. vesiculosus* f. *crispus* (Зинова, 1953), отличаясь от нее формой и размерами рецептакулов. Наша публикация была первой, где упоминались карликовые фукоиды Белого моря.

F. X. Niell с соавт. (1980), изучая представителей мегэкады *limicola* вида *F. vesiculosus* на северо-западном побережье Испании, проследили клинальную изменчивость от «нормального» растения к карликовому. Проведя морфометрическое исследование, в основном по нескольким параметрам криптостом, они пришли к выводу, что *F. muscoides* не является самостоятельным видом, а карликовые фукусы следует относить к виду *F. vesiculosus*, к тем экадам, которые были описаны Baker и Bohling (1916). Отнесение именно к экадам (а не разновидностям) они объяснили экологически обусловленными изменениями в морфологии изученных водорослей. Позже J. M. Fuentes и Niell (1985) показали, что *F. muscoides*, будучи пересаженным в обычные условия, «превращается» в нормально плодоносящий *F. vesiculosus*.

M. J. Wynne и F. Magne (1991) проигнорировали последнее исследование, переименовав *F. muscoides*, описанный в 1964 г. Feldmann и Magne, в *Fucus cottonii* Wynne et Magne и закрепив за ним, таким образом, статус самостоятельного вида. Прежнее название авторы объявили незаконным, поскольку оно оказалось базионимом (*Fucus muscoides* L., 1753) красной водоросли *Acanthophora muscoides* (L.) Bory (1828). Авторы исследовали образцы «мохообразных» фукусов из Франции, Англии, Шотландии, Северной Ирландии, Ирландии и Норвегии, в том числе и типовой экземпляр, собранный самим A. Cotton на о-ве Клэр (Clare Island, Ирландия) и хранящийся в гербарии Британского музея. Талломы на фотографии типового гербарного листа (рис. 4) очень напоминают беломорские маршевые фукоиды. Однако у самого крупного из этих талломов имеются маленькие апикальные рецептакулы, помеченные Cotton, в то время как беломорские «карлики» полностью их лишены.

Обсуждая связи этого фукоида с *F. vesiculosus* и аргументируя его видовую самостоятельность, авторы опираются главным образом на экологические характеристики объекта. Они «пеняют» своим предшественникам (прежде всего, Niell с соавтор.) на то, что те не учитывали своеобразия экологической ниши, занимаемой фукусами типа *muscoides*. Wynne и Magne считают важными для выделения отдельного вида такие признаки, как обитание на высоком горизонте литорали, выносливость по отношению к длительному осушению и колебаниям солености, т. е. все те аутоэкологические свойства, которые, действительно, присущи «мохообразным» фукоидам. Высокий профессиональный авторитет авторов определил устойчивое употребление названия *F. cottonii* в литературе.

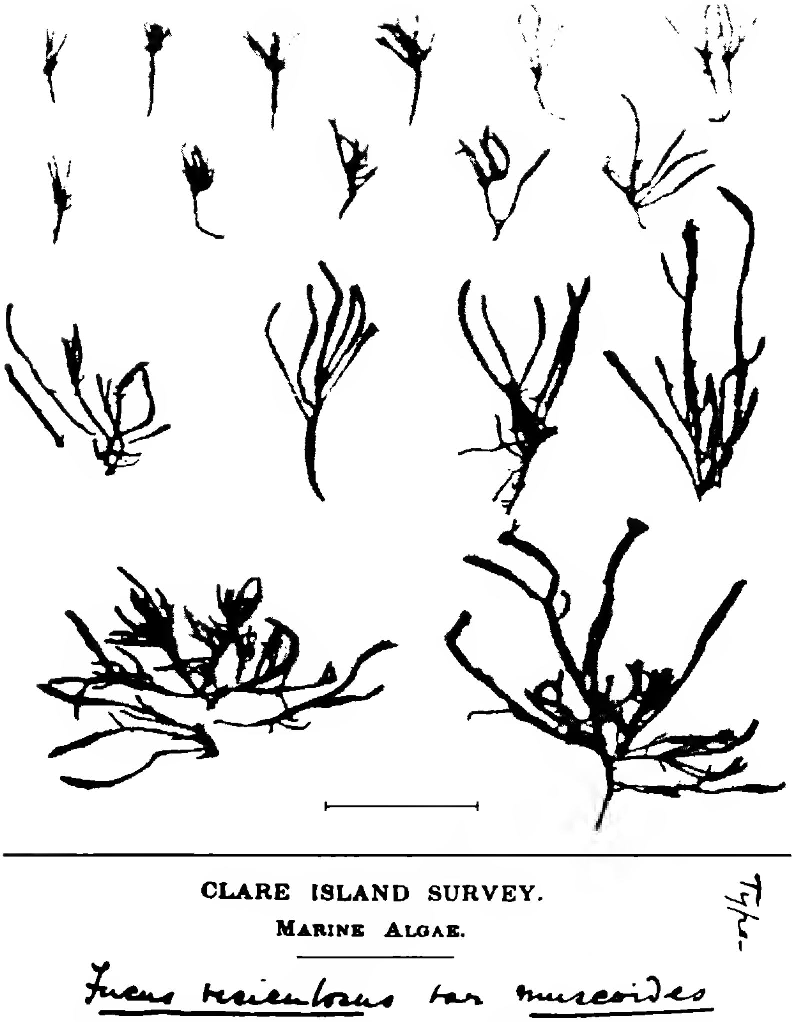


Рис. 4. Типовой гербарный лист с талломами *Fucus vesiculosus* var. *muscoides* Cotton (по: Wynne, Magne, 1991).

Масштабная линейка — 2 см.

Однако в последние годы появились работы, которые вновь подвергли сомнению видовую самостоятельность карликовых маршевых фукоидов (Mathieson, Dawes, 2001; Wallace et al., 2004). Они базируются на материале, полученном из соленых маршей Brave Boat Harbor, Мэн, Атлантическое побережье США.

Авторы первой статьи, отмечая широкое распространение бентоплейстонных и лишенных подошв водорослей в защищенных местообитаниях (кутовых участках заливов), соленых маршах и эстуариях, избегают употребления видовых названий, употребляя по отношению к ним термин «мохообразный» (muscoides-like). Было исследовано 6 фукоидов: 2 прикрепленных (*A. nodosum*, *F. spiralis*), 3 неприкрепленных (спутанных или частично погруженных в рыхлый субстрат *A. nodosum* ecad *scorpioides*, *F. spiralis* ecad *lutarius*, *F. vesiculosus* ecad *volubilis*) и карликовый «мохообразный» *Fucus*. Авторы провели подробное исследование морфометрических показателей талломов этих макрофитов, а также долгосрочный (1 год) натурный эксперимент по пересадке «нормальных» растений в условия марша и наоборот. Годичное пребывание в новых условиях привело к зримым изменениям морфологии подопытных растений: «нормальные» растения *F. spiralis* измельчали, покрылись множественными пролиферациями, а «мохообразный» фукус, напротив, увеличился в размерах и стал ветвиться более упорядоченно. Авторы делают вывод о том, что «мохообразный» фукус является частью мегэкады, происходящей от *F. spiralis*. Сравнивая свой материал с европейским, они предполагают, что маршевые «мохообразные» фукоиды могут происходить от разных «нормальных» видов, попавших в том или ином виде (обрывки талломов, пропагулы) в нехарактерные для них условия. Таким образом, Mathieson и Dawes (2001) не подтвердили видового статуса карликового маршевого фукуса, а, скорее, наоборот, привели еще больше аргументов в пользу его «экологического» происхождения.

Однако 3 года спустя вышла в свет статья с участием одного из упомянутых соавторов, в которой приведен совсем новый взгляд на обсуждаемую тему (Wallace, Klein, Mathieson, 2004). Методом изучения микросателлитных маркеров были проанализированы генетические связи *F. vesiculosus*, *F. spiralis*, *F. vesiculosus* ecad *volubilis* и «мохообразного» *Fucus*. Результат оказался довольно неожиданным: по мнению авторов, американский «мохообразный» фукус является гибридом между *F. vesiculosus* и *F. spiralis*, а *F. vesiculosus* ecad *volubilis* — результатом скрещивания фертильного гибрида тех же видов с одним из родителей — *F. vesiculosus*. Авторы подробно рассматривают литературные данные по гибридизации фукоидов (а их, действительно, много: Burrows, Lodge, 1951, 1953; Bolwell et al., 1977; Perrin et al., 2005, и др.) и, ссылаясь на целый ряд недавних публикаций, указывают на тот факт, что гибриды бывают более успешны, чем исходные формы, на периферии их экологических ниш. При этом авторы деликатно ограничиваются выводами только по американским «мохообразным» фокусам и говорят о необходимости подвергнуть такому же исследованию европейский *F. cottonii*, особенно из типового местонахождения (Ирландия).

Генетические связи и эволюция сем. *Fucaceae* (*Phaeophyceae*) на основе изучения ДНК фукоидов из различных регионов Мирового океана подробно описаны 7 лет назад (Serrão et al., 1999). В обширном списке исследованных видов и их местообитаний (17 видов из Балтики, Норвегии, Средиземного моря, Португалии, Франции, Японии, Китая, США, Южной Австралии, с Канарских островов и т. д.) есть и беломорские фукоиды. В районе Иванова Наволока были собраны *A. nodosum*, *F. vesiculosus*, *F. evanescens* и *F. distichus* f. *edentatus* (De la Pyl.) Ju. Petr. (Петров, 1965). Из интересующих нас форм в статье упомянут лишь неприкрепленный *F. lutarius* (Roscoff), который ряд авторов относят к экаде *volubilis* мегэкады *limicola* фукуса пузырчатого (Mathieson, Dawes, 2001). Как и следовало ожидать, беломорский «*F. evanescens*» оказался ближе всего к беломорскому *F. distichus*. *F. lutarius* вошел в один кластер с отобранными в том же месте *F. ceranoides*, *F. spiralis* и *F. vesiculosus*. Авторы делают вывод о том, что род *Fucus* — монофилетичный и все его виды тесно связаны между собой. Двудомные *F. vesiculosus* и *F. ceranoides* и однодомные *F. spiralis* и *F. virsoides*. J. Ag. оказались очень близки, что опровергает представления о том, что дивергенция двудомных и однодомных видов произошла на ранних этапах эволюции семейства (Powell, 1963; цит. по: Wallace, Klein, Mathieson, 2004). Об этом же свидетельствует и выделение второй группы видов рода; двудомный *F. serratus* здесь объединяется с однодомными *F. distichus*, *F. evanescens* и *F. gardneri* P. C. Silva. Авторы отмечают высокую способность фукусов к межвидовой гибридизации и возникающие в связи с этим сложности в определении филогенетических связей внутри двух выделенных групп.

В самое последнее время был проведен генетический анализ материала из нескольких балтийских популяций *F. vesiculosus*: с юго-восточного побережья Швеции (соленость 7 ‰) и из Ботнического залива (4—5 ‰) (Tatarenkov et al., 2005). Северная, наиболее распресненная часть залива заселена карликовой морфой *F. vesiculosus*, в южной его части встречены смешанные заросли (симпатрическая популяция) карликовой и обычной форм, а на шведском берегу обитает только обычная морфа. Морфа, которую авторы называют карликовой, на самом деле не так уж мала: длина ее талломов менее 26 см, в то время как характерные маршевые «карлики» обычно не выше 5, редко — 10—11 см.

Собранный материал отличался высоким содержанием особей с идентичными генотипами, которые могли возникнуть только за счет вегетативного размножения, причем для карликовой морфы это явление было обычным: до 83 % исследованных особей в популяции оказались клонами. Авторы провели лабораторные эксперименты, которые показали, что адвентивные веточки активно пролиферирующих талломов, помещенные на гранитные диски, через некоторое время образовывали ризоиды на своих базальных, поврежденных при отделении от материнского таллома, частях. Этими ризоидами они прикреплялись к субстрату и становились практически неотличимыми от обычных «зиготных» проростков. Авторы предполагают, что таким же путем образуется природный пул клонов в локальных популяциях, и утверждают свой приоритет в обнаружении вегетативного размножения фукоидов.

Вегетативное размножение у фукоидов, в особенности карликовых и неприкрепленных форм, давно известно (Baker, Bohling, 1916; Морозова-Водяницкая, 1940, 1948; Калугина-Гутник, 1975; Саут, Уиттик, 1990, Kiirikki, Ruuskanen, 1996; Mathieson, Dawes, 2001 и др.). По нашим данным, возникновение клонов на подошвах поврежденных фитофагами или льдом талломов *F. vesiculosus* (может развиваться от нескольких единиц до нескольких сотен вертикальных побегов) играет главную роль в возобновлении и стабильности популяции: вклады вегетативного и полового размножения примерно соотносятся как 10 : 1 (по численности) (Максимова, 2001). Мы неоднократно наблюдали образование клональных побегов (раметов) у проростков *F. vesiculosus* (даже < 1 см дл.), в том числе и не поврежденных. В дальнейшем бывает совершенно невозможно различить, какой именно побег образовался из зиготы, а какие вегетативным путем. Таким образом, каждый отдельный «куст» фукуса, объединенный общей подошвой, — это клон, произошедший от одного генета («зиготного» проростка), что подтверждается тем, что в одном «кусте» присутствуют талломы одного пола (часто наблюдается срастание подошв отдельных «кустов», которые могут быть и разного пола, но это обычно хорошо видно на срезе общей подошвы). Образование адвентивных ювенильных талломов на ризоидах проростков 4 видов *Fucus* наблюдали также J. McLachlan и L. C. M. Chen (1972). Хрестоматийный пример вегетативного размножения фукоидов — саргассы Саргассова моря, полностью утратившие половой процесс и размножающиеся исключительно фрагментацией талломов (Taylor, 1960, и др.).

Способность фукоидов активно регенерировать таллом в местах повреждений, образуя каллус и массу адвентивных ветвей, — широко известный факт, многократно описанный в литературе (Moss, 1964; Mathieson et al., 1982; Kiirikki, Ruuskanen, 1996, и др.). То, что в культуре частички талломов фукусовых водорослей (*F. vesiculosus*, *Cystoseira baccata* (Gmelin) Silva и *C. nodicaulis* (Wirh.) Roberts) активно регенерируют с образованием практически полноценных талломов, было показано еще 23 года назад (Giraud, 1983). Но Tatarenkov с соавт. (2005) действительно впервые описали образование *прикрепленных* талломов путем вегетативного размножения. Особенно интересно, что при пониженной солености процесс идет более активно. Правда, механизм этого процесса в природных, а не в лабораторных, условиях пока непонятен и самим авторам: активная гидродинамика, присущая местообитаниям с твердыми грунтами, должна была бы препятствовать прирастанию оторванных веточек к субстрату (А. Татаренков, pers. comm.). Однако доказанное наличие клонов в природных популяциях свидетельствует о том, что эти веточки, по-видимому, достаточно быстро укрепляются на дне; возможно, выживают только те из них, которые попадают в мелкие трещинки. По нашим наблюдениям, проростки фукусов лучше выживают именно в таких неровностях субстрата, где они менее доступны и для волнового воздействия, и для фитофагов.

Продолжение генетических исследований балтийских популяций тем же коллективом соавторов привело к выделению карликовой морфы *F. vesiculosus* в новый вид — *Fucus radicans* (Bergström et al., 2005). Авторы подчеркивают, что он существенно отличается и от «мохообразных» фукоидов, в том числе *F. cottonii*, и от *F. balticus* в описании J. Agardh. Более всего он сходен с *F. vesiculosus*, растет прикрепленным, но имеет более короткий и узкий таллом с тонкой срединной жилкой, лишен воздушных пузырей, несет округлые мелкие рецептакулы. В прикрепленном виде встречены только женские особи, а единственный мужской таллом был бентоплейстонным.

В данной статье авторы прямо утверждают, что они открыли вегетативное размножение у фукоидов: «The observation of clonal reproduction in *F. radicans* is remarkable, as fucoids have previously been considered to only reproduce sexually» (p. 1036). Такое утверждение представляется нам излишне категоричным в свете приведенных выше данных.

Наконец, в тезисах 44-го Северо-восточного Альгологического симпозиума (NEAS) появилось сообщение A. Wallace с соавт. (2005) о проведенном генетическом исследовании европейских фукоидов: *F. vesiculosus*, *F. spiralis* и *F. cottonii* из типового местонахождения — Ирландии. Применив ту же методику микросателлитных маркеров, которую они использовали для изучения американских «мохообразных» фукусов, авторы показали, что гетерозиготность *F. cottonii* много ниже, чем у его заокеанских «двойников». Он демонстрирует большую генетическую общность с *F. vesiculosus* и явственно отличается от *F. spiralis*. Тем не менее авторы считают генетические различия между *F. cottonii* и *F. vesiculosus* достаточными для того, чтобы считать его самостоятельным видом, а не экадой фукуса пузырчатого.

Проведенное исследование ДНК беломорских фукоидов — обнаруженных нами новых форм и обычных прикрепленных видов — показало, что карликовый аскофиллум генетически идентичен прикрепленной форме и экаде *scorpioides*. Что касается карликового и бентоплейстонного фукусов, то они достоверно относятся к кластеру *F. vesiculosus*. Поскольку других видов из этого кластера (*F. spiralis*, *F. virsoides* и др.) в Белом море нет, обнаруженные нами формы мы считаем экадами *F. vesiculosus*. Другие местные виды (*F. distichus*, *F. serratus*) относятся к другим кластерам (Serrão et al., 1999). При секвенировании ITS региона отмечено отсутствие заметной гетерозиготности в исследованных формах. Поэтому с высокой степенью вероятности можно сказать, что нетипичные морфологические вариации *F. vesiculosus* и *F. nodosum* не являются межвидовыми гибридами первого поколения (Максимова, Мюге, 2006). В пользу «экологической версии» их происхождения говорит и общность морфологии экад *muscoides* фукуса и аскофиллума, часто образующих смешанные заросли. Напомним, что еще Baker (1912) предполагала, что в сходных условиях разные виды фукоидов могут давать морфологически идентичные разновидности.

Таким образом, несмотря на давний интерес к происхождению и таксономическому положению маршевых и эстуарных фукоидов и на успешное развитие генетики макроводорослей, вопрос остается открытым. Учитывая неоднократно показанную генетическую неоднородность самого вида *F. vesiculosus* и его колоссальную фенотипическую изменчивость, с одной стороны, и генетическую близость видов рода, входящих с ним в один кластер, с другой стороны, мы считаем неочевидной необходимость придания тесно связанным с ним карликовым и неприкрепленным формам ранга самостоятельных видов. Наши находки захороненных остатков крупных талломов, от которых отрастали и выходили через поверхность грунта «побеги» «мохообразной» формы, кажутся нам достаточным доказательством того, что видовая самостоятельность таких форм по меньшей мере сомнительна. По-видимому, окончательный ответ на этот вопрос может дать только долгосрочный натурный эксперимент, по примеру тех, которые были проведены ранее (Niel et al., 1985; Mathieson, Dawes, 2001 и др.).

Благодарности

Искренне благодарна коллегам и друзьям, которые помогли мне в подборе литературы: Т. А. Михайловой, А. Н. Миронову, А. Ф. Сажину, П. В. Рыбникову, А. Б. Басину, C. den Hartog, M. J. Wynne, C. Dawes, C. Augustin и J. Nejstgaard. Сердечно благодарю К. Л. Виноградову за постоянное внимание к моей работе и мудрые замечания, Н. В. Кучерука за помощь в оформлении этой статьи, а А. И. Азовского и В. О. Мокиевского за ряд ценных предложений по структуре публикации. С глубокой признательностью вспоминаю В. Б. Возжинскую и О. Б. Мокиевского, оставивших бесценные литературные архивы, использованные в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арциховский В. М. О карликовых формах *Fucus vesiculosus* L. в связи с вопросом о дегенерации. СПб., 1905. 180 с.

Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.; Л., 1953. 225 с.

Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев, 1975. 247 с.

Максимова О. В. К экологии *Fucus vesiculosus* L. в условиях сильного опреснения // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М., 1980. С. 79—80.

Максимова О. В. Формирование ювенильных популяций *Fucus vesiculosus* в эстуарии и приэстуарном районе (Кандалакшский залив, Белое море) // Тез. докл. VIII Регион. науч.-практ. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». Архангельск, 2001. С. 94—96.

Максимова О. В, Мюге Н. С. Фукоиды (*Fucales*, *Phaeophyceae*), новые для Белого моря // Проблемы биологической океанографии XXI века: Тез. докл. Междунар. науч. конф., посвященной 135-летию ИнБЮМ. Севастополь, 2006. С. 70.

Максимова О. В., Мюге Н. С. Новые для Белого моря формы фукоидов (*Fucaceae*, *Phaeophyceae*). Морфология, экология, происхождение // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 00—00.

Морозова-Водяницкая Н. В. Эпифитизм и вегетативное размножение цистозиры (*Cystoseira barbata*) в Черном море // Тр. Новоросс. биол. станции. 1940. Т. 11. Вып. 3. С. 209—218.

Морозова-Водяницкая Н. В. «Филлофорное поле Зернова» и причины его возникновения // Тр. Севаст. биол. станции. 1948. Т. VI (Сб. памяти акад. С. А. Зернова). С. 216—226.

Петров Ю. Е. Fucus distichus L. emend. Powell и *F. evanescens* C. Ag. // Новости систематики низших растений. М.; Л., 1965. С. 64—70.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М., 1990. 597 с.

Щапова Т. Ф. К систематике черноморской цистозиры // Тр. ИОАН. 1953. Т. 7. С. 300—319.

AlgaeBase. http://www.algaebase.com.

Baker S. M. On the brown seaweeds of the salt marsh // J. Linn. Soc. Bot. 1912. Vol. 40. P. 275—291.

Baker S. M., Bohling M. H. On the brown seaweeds of the salt marsh. Part II // J. Linn. Soc. Bot. 1916. Vol. 43. P. 325—380.

Bergström L., Tatarenkov A., Johannesson K. et al. Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. nov. (*Fucales, Phaeophyceae*) in the brackich Baltica Sea // J. Physol. 2005. Vol. 41. P. 1025—1038.

Bolwell G. P., Callow J. A., Callow M. E., Evans L. V. Cross-fertilisation in fucoid seaweeds // Nature. 1977. Vol. 268. P. 626—627.

Bringhuis B. H. Comparisons of salt-marsh fucoid production estimated from three different indices // J. Phycol. 1977. Vol. 13. P. 328—335.

Burrows E. M., Lodge S. M. Autecology and the species problem in *Fucus* // J. Mar. Biol. Assoc. 1951. Vol. 30. P. 161—176.

Burrows E. M., Lodge S. M. Culture of *Fucus* hybrids // Nature. 1953. Vol. 172. P. 1009—1010.

Champan V. J. Les «sociétés» des algues des Marais Salés et des mangroves // Proc. Coll. Intern. Centre Nat. Rech. Scien.: «Écologie des algues marines». Iss. 81. 1959. P. 153—165.

Chapman A. S., Chapman A. R. O. Effects of cordgrass on saltmarsh fucoids: Reduced dessication and light availability, but no changes in biomass // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 238. P. 69—91.

Chock J. S., Mathieson A. C. Ecological studies of the salt marsh ecad *scorpioides* (Hornemann) Hauck of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1976. Vol. 23. P. 171—190.

Cotton A. D. Marine Algae // A biological survey of Clare Island in the County of Mayo, Ireland and the adjoining district. Section 1, Part 15. 1912. Dublin, Ireland: Hodges, Figgis and Co Ltd. 178 p.

Dalby D. H. Salt-marsh vegetation in the Shetland Islands // Vegetatio. 1985. Vol. 61. N 1—3. P. 45—54.

Davy A. J., Costa C. S. B., Yallop A. R. et al. Biotic interactions in plant communities of saltmarshes // British Saltmarshes. 2000. Lin. Soc./Forest Text, Ceredigion, UK. P. 109—127.

Fuentes J. M., Niell F. X. La entidad taxonomical de *Fucus muscoides* (Cotton) Feldmann et Magne: interpretation de un experimento de transplanto // Invest. Pesq. Barc. 1985. Vol. 49. N 3. P. 435—438.

Gerard V. A. Positive interactions between cordgrass, *Spartina alterniflora*, and the brown alga, *Ascophyllum nodosum* ecad *scorpioides*, in a mid-Atlantic coast salt march // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1999. Vol. 239. P. 157—164.

Giraud G. Culture de *Fucus vesiculosus* en vue l'expérimentation. Essais sur d'autres *Fucales* // Physiol. Veg. 1983. Vol. 21. N 3. P. 551—562.

Hartog den C. The epilithic algal communities occuring along the coast of the Netherlands. Amsterdam, 1959. 241 p.

Hoek van den C., Admiraal W., Colijn F., Jonge de V. N. The role of algae and seagrasses in the ecosystem of the Wadden Sea: a review // Marine Botany. 1979. N 3. P. 9—206.

Jorde I. Algal associations of a coastal area south of Bergen, Norway // Sarsia. 1966. Vol. 23. P. 1—52.

Kiirikki M., Ruuskanen A. How does *Fucus vesiculosus* survive ice scraping? // Bot. Mar. 1996. Vol. 39. P. 133—139.

King R. J. The free-living *Hormosira banksii* (Turner) Decaisne associated with mangroves in temperature Eastern Australia // Bot. Mar. 1981. Vol. 24. N 11. P. 569—576.

Landsborough A. L. S. A popular history of British seaweeds. Third edition. London, 1857. 400 p.

Mathieson A. C., Dawes C. J. A muscoides-like *Fucus* from a Maine salt marsh: its origin, ecology, and taxonomic implication // Rhodora. 2001. Vol. 103. N 914. P. 172—201.

Mathieson A. C., Penniman C. A., Busse P. K., Tveter-Gallagher E. Effects of ice on *Ascophyllum nodosum* within the Great Bay estuary system of New Hampshire — Maine // J. Phycol. 1982. Vol. 18. N 3. P. 331—336.

McLachlan J., Chen L. C. M. Formation of adventive embryos from rhizoidal filaments in sporelings of four species of *Fucus* // Can. J. Bot. 1972. Vol. 50. P. 1841—1844.

Moss B. Wound healing and regeneration in *Fucus vesiculosus* L. // Proc. 4th Intern. Seaweed Symp. 1964. P. 117—122.

Niell F. X., Miranda A., Pazo J. P. Studies on the morphology of the megaecade *limicola* of *Fucus vesiculosus* L. with taxonomical comments // Bot. Mar. 1980. Vol. 23. N 5. P. 303—307.

Nienburg W. Fucus mytili spec. nov. / Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1932. Vol. 50. P. 28—41 + 1 Tafel.

Parriaud M. H. Observation sur un *Fucus* du bassin d'Arcachon // Rev. Algol. 1956. T. 2. P. 26—28.

Perrin C., Van de Vliet M., Daguin C. et al. Fucus species, hybridization along sympatrie and allopatric zones // Phycologia. 2005. Vol. 44. N 4. Suppl. P. 79.

Polderman P. J. G. The saltmarsh algal communities in the Wadden area, with reference to their distribution and ecology in N. W. Europe. 1. The distribution and ecology of the algal communities // J. Biogeography. 1979. Vol. 6. N 3. P. 225—266.

Polderman P. J. G., Polderman-Hall R. A. Algal communities in Scottish saltmarshes // Br. Physol. J. 1980. Vol. 15. N 1. P. 59—71.

Ruuskanen A., Bäck S. Morphological changes in submerged *Fucus vesiculosus* (L.) (*Phaeophyta*) along the salinity gradient of River Keret estuary, Russia // Sarsia. 2002. Vol. 87. P. 185—188.

Sauvageau C. Sur deux *Fucus* récoltés à Arcachon (*Fucus platycarpus* et *Fucus lutarius*) // Bull. Arcachon Stat. Biol. 1908. Vol. 11. P. 65—224.

Sauvageau C. A propos de quelques *Fucus* du Bassin d'Arcanchon // Bull. Arcachon Stat. Biol. 1923. Vol. 20. P. 19—137.

Serrão E. A., Alice L. A., Brawly S. H. Evolution of the *Fucaceae* (*Phaeophyceae*) // inferred from nrDNA-ITS // J. Phycol. 1999. Vol. 35. Iss. 2. P. 382—394.

Skrine P. M. A member of the *Fucaceae* from the Dovey salt-marshes // J. Bot. 1929. Vol. 67. P. 241—243.

Tatarenkov A., Bergström L., Jönsson R. B. et al. Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus* // Mol. Ecol. 2005. Vol. 14. P. 647—651.

Taylor W. R. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. 1960. Ann Arbor. The University of Michigan Press. 870 p.

Wallace A. L., Klein A. S., Mathieson A. C. Determining the affinities of salt march fucoids using microsatellite markers: evidence of hybridization and introgression between two species of *Fucus* (*Phaeophyta*) in a Main estuary // J. Phycol. 2004. Vol. 40. P. 1013—1027.

Wallace A. L., Klein A. S., Mathieson A. C. The genetic affinities of *Fucus cottonii* Wynne et Magne from Rosmuc, Ireland // Abstr. 44th Northeast Algal Symposium (NEAS). 2005. P. 39.

Wynne M. J., Magne F. Concerning the name *Fucus muscoides* (Cotton) J. Feldmann et Magne // Cryptogamie: Algologie. 1991. Vol. 12. N 1. P. 55—65.

SUMMARY

Our discovery of dwarf fucoids and a previously unknown benthopleustonic form of *Fucus vesiculosus* in the White Sea (Kandalakshsky Bay) made us to investigate their scientific history. They inhabit salt marshes and estuaries all over the world. Their characteristic features are: absence of vesicles and holdfasts, dominance of vegetative reproduction up to complete reduction of sexual process, intense proliferation (vegetative budding), and also curling or spirality of the thalli. These algae are especially thoroughly studied in the West Europe and USA. The main subjects of about 200-year discussion are their origin and taxonomic range. The genetic investigations produced a lot of new information, but nevertheless the problem is not solved yet. Here we present a review of the publications from the early 19th century up to now.

УДК 582.475.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© С. Н. Велисевич

О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

S. N. VELISEVICH. ON THE LONGEVITY OF *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634055 Томск, пр. Академический, 10/3
Факс (3822) 491950
E-mail: velisevich@imkes.ru

Поступила 14.02.2006

Представлены сведения о структуре кроны деревьев-долгожителей *Pinus sibirica*, которые расширяют представления об особенностях онтогенеза вида за пределами средней продолжительности жизни. Приводится динамика радиального роста ствола живого дерева за последние 629 лет.

Ключевые слова: продолжительность жизни, структура кроны, онтогенез, сосна кедровая сибирская, *Pinus sibirica* Du Tour.

Проблема долговечности — одна из наиболее интересных, но малоисследованных в биологии. К самым долгоживущим организмам, как известно, относятся деревья. Благодаря присущей им способности к непрерывному обновлению за счет сохранения меристематической активности почек большинство из них может жить на протяжении нескольких веков. Долговечность наиболее характерна для хвойных, у которых срок жизни может исчисляться тысячелетиями. В Южной Америке к долгожителям относится патагонийский кипарис — фицройя (*Fizroya cupressoides*) (Lara, Villalba, 1993). Возраст одного из таких деревьев составил 3622 года (Lara, Villalba, 1993). Однако наибольшее количество деревьев-долгожителей найдено в Северной Америке: 2675-летний можжевельник западноамериканский (*Juniperus occidentalis*) (Brown, 1996), 3266-летнее дерево секвойи гигантской (*Sequoia gigantea*), 2435-летняя сосна остистая (*Pinus aristata*) (Brunstein, Yamaguchi, 1992) и 4844-летняя сосна долговечная (*Pinus longaeva*) (Currey, 1965). Исследователи считают, что значительное увеличение продолжительности жизненного цикла таких деревьев достигается за счет минимизации метаболизма (Schweingruber, 1996), чему способствует очень медленный рост (Richardson, 1998) и необходимость обеспечения ассимилятами лишь тонкого наружного слоя живых тканей (Schoettle, 2004).

На евразийском континенте самым старым деревом считается 2200-летний фикус священный (*Ficus religiosa*), растущий на острове Шри-Ланка (Brown, 1996). В горах Тянь-Шаня найдены 1300-летние деревья арчи туркестанской (*Juniperus turkestanica*) (Мухамедшин, 1968). При обследовании лесов северных районов, от Уральских гор до Чукотки, выяснилось, что больше всего старожилов (750—885 лет) среди лиственниц сибирской (*Larix sibirica*), даурской (*L. dahurica*) и Каяндера (*L. cajanderi*). Их возраст увеличивался в восточном направлении параллельно с усилением континентальности климата и ужесточением условий для роста деревьев (Ваганов и др., 1999).

Для орехоплодных сосен (подсекция *Cembrae*) типичной средой обитания являются субальпийские пояса в горных системах Европы и Северной Америки, поэтому большинство приведенных данных о долгожителях касаются экстремальных местообитаний на высотной границе распространения. Есть сведения, что сосна кедровая европейская (*Pinus cembra*) (Nooden, 1988) и сосна белокорая (*Pinus albicaulis*) (Brown, 1996) в таких условиях могут доживать до 1200 лет. *Pinus sibirica* часто растет на болотах, широко распространенных на равнинной территории Западной Сибири. Средняя продолжительность жизни этого вида относительно невелика и составляет около 500 лет (Поварницын, 1944; Конев, 1955, и др.). Поверхностная корневая система и вследствие этого подверженность ветровалам, а также высокая фаутность сосны кедровой сибирской считаются основными причинами незавершенности онтогенеза (Поварницын, 1944; Крылов и др., 1983). В зоне экологического оптимума, где внешние условия способствуют формированию широких слоев ксилемы с тонкими клеточными стенками, уже к 200 годам поражение грибами ксилофагами охватывает 50—90 % деревьев и прогрессирует в дальнейшем из-за ослабления их физиологических функций и способности противостоять заражению.

Как и в случае с вышеописанными видами, находки деревьев-долгожителей сосны кедровой сибирской приурочены к окраинам ее ареала или к районам с явно выраженным действием лимитирующих факторов. Согласно сведениям, приведенным в базе данных «OLDLIST» (Brown, 1996), до настоящего времени самыми старыми представителями этого вида считались деревья, найденные в районе перевала Тарбагатай (Южный Алтай) в Восточном Казахстане. Их возраст, установленный по результатам перекрестного датирования, составил 629 лет.

Нами обнаружена группа деревьев-долгожителей сосны кедровой сибирской возраста более 700 лет в равнинной части южной подзоны тайги Западной Сибири (Томская обл.). Эти деревья растут на небольшом (30 × 70 м) минеральном острове в болоте Таган (56°14′ с. ш., 84°22′ в. д.; 121 м над ур. м.). Его изолированность от береговой части, с одной стороны, и от сфагнового болота — с другой, по-видимому, способствовала защите от пожаров и антропогенного влияния. Остров представляет собой сочетание микроповышений неопределенной формы и глубоких провалов (более 1 м), которые замаскированы переплетением корней деревьев и кустарников. Корни деревьев ограничены в росте из-за близости воды снизу и в горизонтальном направлении. На микроповышениях под торфянистой подстилкой и слоем частично разложившегося сфагнума находится оглеенная супесь, ниже которой на глубине около 70 см располагается оглеенный тиксотрофный песок с крупными железисто-марганцевыми ортштейнами и корнями. Грунтовые воды в июле вскрывались на глубине 80 см. Насаждение представляет собой смешанный разновозрастный кустарничково-сфагновый лес (4К3С3Б + Л) средней сомкнутости (0.6) V класса бонитета. Деревья старшего поколения составляют не более 10 %. Их высота 7.5—8 м, диаметр ствола на высоте груди до 24 см, все имеют сухую вершину.

Ввиду особой научной ценности найденных деревьев мы воздержались от активных инструментальных вмешательств и ограничились анализом структуры систем ветвления и взятием кернов древесины ствола. Практически все обследованные деревья оказались в значительной степени поражены стволовой гнилью, что ограничило наши возможности для анализа возрастной структуры этой уникальной популяции. Лишь у одного из них удалось взять для анализа керн на высоте 140 см, по которому был реконструирован ход радиального роста ствола живого дерева сосны кедровой. На этом уровне было идентифицировано 629 годичных колец. По нашим наблюдениям, среднемноголетняя скорость роста в высоту у молодых особей сосны кедровой в этом типе местообитания составляет 1.6—1.8 см в год, а тонкий неветвящийся стволик на протяжении десятков лет может расти горизонтально, погружаясь в моховую подушку. Учитывая эти особенности, мы предположили, что достичь высоты 140 см анализируемое дерево могло в возрасте не менее 100 лет, а его итоговый возраст на момент обследования составляет более 700 лет.

Анализ динамики радиального роста ствола дерева-долгожителя (рис. 1) показывает, что характер изменения приростов с конца XIV и до середины XVI в. соответствует естественному ходу онтогенеза дерева. Значительное сокращение ширины годичных колец во второй половине XVI в. совпадает с нисходящей фазой малой ледниковой эпохи, которая характеризовалась резким похолоданием. Зима в таежной зоне Западной Сибири была малоснежной с очень низкими (40—60°) температурами (Щеглов, 1993). В этот период кроме недостатка тепла отрицательное влияние на рост исследуемых деревьев мог оказывать дефицит влаги в почве, поскольку влаголюбивая сосна кедровая в заболоченных местообитаниях формирует в тонком слое подстилки и мхов поверхностную корневую систему, страдающую в засушливые годы от пересыхания. Увеличение приростов в конце XVII в. совпадает с началом восходящей фазы малой ледниковой эпохи. Климат в этот период был еще достаточно суров, но годовое количество осадков значительно возросло за счет очень снежных зим. Весна была поздняя, осень ранняя, лето сухое и жаркое, однако накопленных осадков, судя по динамике радиального роста, было достаточно для активного ксилогенеза в течение короткого вегетационного сезона.

Дерево-долгожитель имеет специфическую структуру кроны. Ее живая часть протяженностью 2.2 м располагается довольно низко, на высоте 1.5 м и состоит исключительно из пучков ветвей, образованных из латентных почек (рис. 2 *а*). Около 40 % побегов кроны имеют микростробилы. Как показал анализ структуры мужских побегов, в среднем на их оси закладываются по 11—12 пазушных орга-

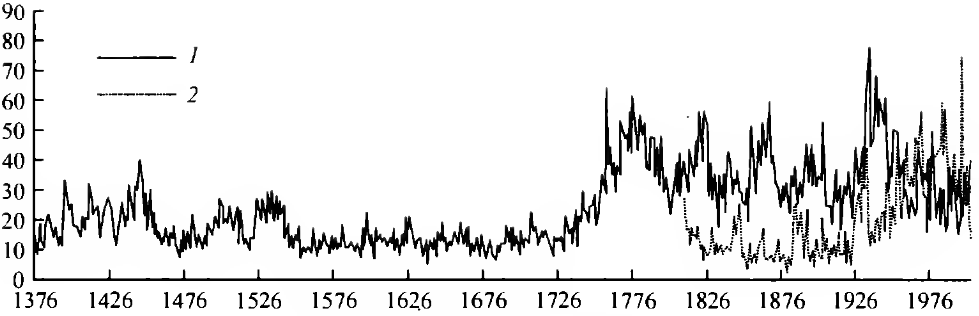


Рис. 1. Динамика радиального роста ствола.

1 — у дерева-долгожителя на высоте 140 см от уровня земли, *2* — у дерева «неопределенного» возраста в основании живого тяжа древесины. По оси абсцисс — годы, по оси ординат — ширина годичного кольца ксилемы, мкм.

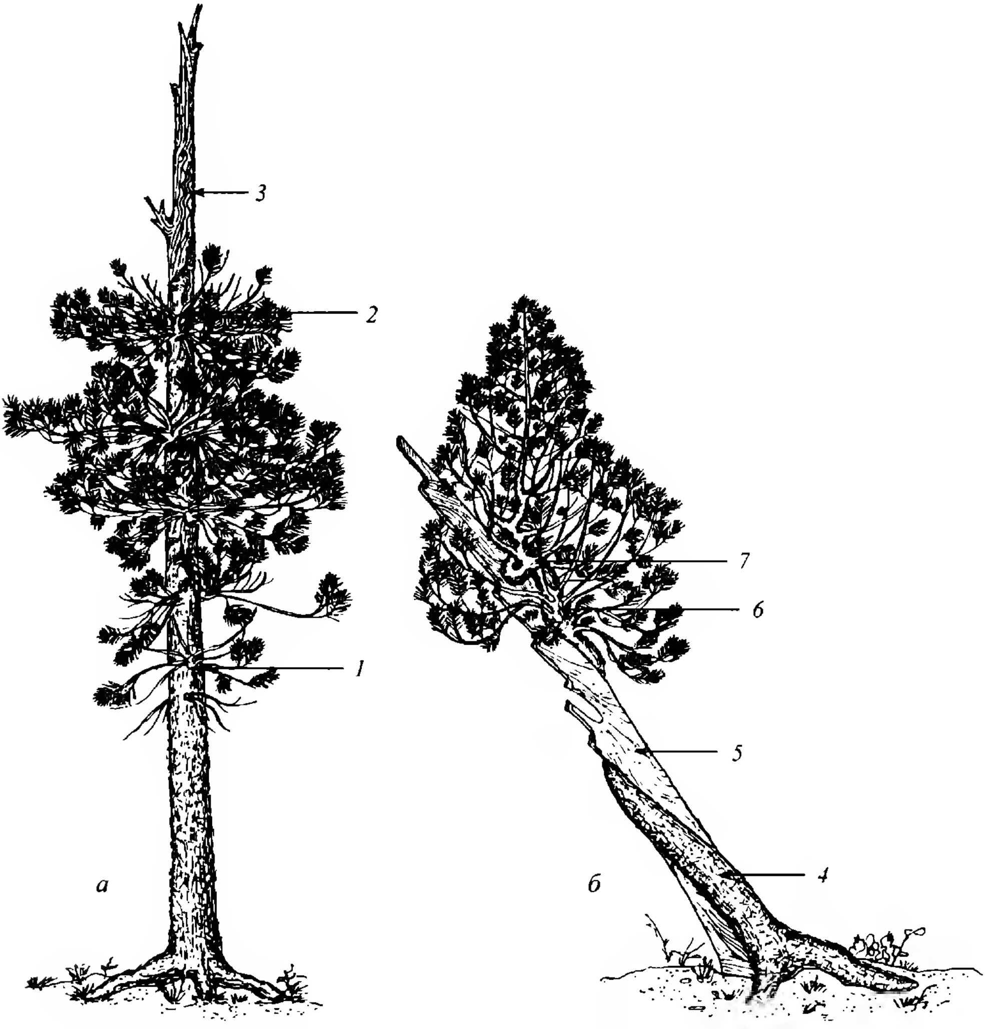


Рис. 2. Внешний вид дерева-долгожителя (*а*) и дерева «неопределенного» возраста (*б*).

1 — нижняя и *2* — верхняя границы живой кроны, *3* — сухой ствол, *4* — тяж живой древесины, *5* — мертвые ткани ствола, *6* — нижний пучок ветвей, *7* — верхний пучок с вертикальной веткой.

нов, из которых 75 % составляют микростробилы. Следов от женских шишек — макростробилов — не обнаружено. Самые верхние и нижние пучки ветвей меньше по размеру — их ширина не превышает 70 см, в составе много сухих элементов. В средней части кроны ширина пучков достигает 150 см. Средняя длина мужских и бесполых побегов невелика — 1.2 см, ветвление осуществляется преимущественно за счет развития латентных почек. Доля первичных ветвей, которые формируются из регулярных почек возобновления, составляет менее 17 %.

На этом же острове обнаружены деревья необычного вида, названные нами деревьями «неопределенного» возраста (рис. 2, *б*). Вдоль сильно наклоненного сухого ствола диаметром 21 см спирально по ходу свилеватости тянется тяж живой древесины, соединяющий 2 живых пучка вторичных ветвей с корнями. В нижней части тяж более плоский и широкий (30 ем), в верхней он почти цилиндрический, диаметром около 10 см и напоминает ветку, обвивающую сухой ствол. Керн древесины, взятый в основании тяжа, содержит 195 годичных приростов (рис. 1). Длина тяжа по стволу составляет 2.2 м, заканчивается он на уровне верхнего пучка ветвей, переходя в крупную вертикальную «ветку». В составе пучков почти третью часть составляют мужские побеги, несущие микростробилы. По сумме пазушных органов они практически не отличаются от мужских побегов деревьев-долгожителей, однако доля микростробилов у них выше и составляет в среднем более 86 %. На вертикальной ветке на приростах 1996—2002 гг. обнаружены следы от женских шишек. В 1998 г. 2 шишки полностью созрели. Следует отметить, что дополнительный летний побег, типичный для полициклических женских побегов сосны кедровой сибирской (Горошкевич, 1992), у дерева «неопределенного» возраста не закладывался. По-видимому, это связано с сокращением продолжительности периода вегетации и фенологических фаз развития побегов в условиях избыточной влажности почвы (Авров, 1993).

Согласно классификации, принятой в онтогенетической морфологии древесных растений (Диагнозы..., 1989), на заключительном этапе развития выделяются 2 периода — старые генеративные (g_3) и сенильные деревья (s). У большинства видов завершение генеративного периода онтогенеза (g_3) сопровождается снижением темпа роста, формированием вторичной кроны из латентных почек, постепенным прекращением плодоношения, засыханием крупных скелетных ветвей и верхушки кроны. Перечисленные признаки характерны и для старых генеративных деревьев сосны кедровой сибирской в насаждениях зеленомошной ассоциации — наиболее распространенной на равнинной части Западной Сибири. На примере 350—380-летних деревьев нами ранее было показано, что прогрессирующая дезинтеграция первичных и активное развитие вторичных систем ветвления обусловливают переход от моно- к полиполярной организации кроны, т. е. ее распаду на множество относительно автономных систем ветвления (Велисевич, Горошкевич, 1997; Горошкевич, Велисевич, 1996, 2000, и др.). В этом состоянии, еще до окончания этапа g_3, завершает свой жизненный цикл большинство особей сосны кедровой. О причинах преждевременной гибели деревьев (стволовая гниль и ветровалы) упоминалось выше. Сведения относительно того, как может происходить ее онтогенетическое развитие за пределами средней продолжительности жизни, весьма ограничены. Считается, что даже очень старые деревья всегда имеют женские шишки и мужской генеративной фазы в чистом виде не бывает, поскольку разрушение кроны прерывает этот процесс (Некрасова, 1972).

У сенильных (s) деревьев, согласно классификации, происходит замещение полностью отмершей первичной кроны на вторичную, которая сосредоточена в средней и базальных частях ствола. Плодоношение отсутствует. Живая древесина сохраняется только по периферии ствола. Описанные выше деревья-долгожители и деревья «неопределенного» возраста по перечисленным характеристикам вполне могут быть отнесены к сенильным, однако строгого соответствия все же нет, поскольку генеративная функция у этого вида, очевидно, может сохраняться до последних лет жизни. Более того, наши находки позволяют предположить, что чем дольше живет дерево, тем сложнее и разнообразнее могут быть морфологические приспособления для продления жизни и возможности участвовать в половой репродукции. Деревья в соответствии со спецификой местообитания формируют конструкцию кроны, комплементарную среде обитания. В нашем случае сближение корней и кроны у сенильных деревьев сосны кедровой является одним из проявлений морфологической адаптации. В классическом понимании старение древесных растений представляет собой процесс постепенного затухания корне-листовых функциональных связей, приводящий к необратимому уменьшению общей массы и физиологической активности полярно расположенных органов (Казарян, 1969). Морфологически старческие изменения проявляются в прогрессирующем сокращении числа листоносных метамеров на одном конце общей оси и всасывающих корневых разветвлений — на другом. Поэтому возможность продления жизни предполагает сокращение расстояния между корнями и листьями. Именно это мы и наблюдаем у деревьев-долгожителей и деревьев «неопределенного» возраста. Сближение корней и кроны позволяет достичь состояния механической устойчивости и сократить энергозатраты на ксилемный и флоэмный транспорт.

Находка деревьев «неопределенного» возраста дает возможность для построения различных схем дальнейшего хода онтогенеза сосны кедровой сибирской за пределами средней продолжительности жизни вида. Один из возможных вариантов предполагает потенциальную способность сосны кедровой к трансформации меристемы латентной почки из побеговой в корневую (Горошкевич, Кустова, 2002). Ранее нами описаны случаи укоренения полегающих ветвей у этого вида в высокогорье (Хуторной и др., 2001). В заболоченных экотопах, по нашим предположениям, создаются более благоприятные условия для укоренения ветвей. При прогрессирующем полегании мертвой части ствола станет возможным соприкосновение основания пучка, где сосредоточена зона активного ветвления и скопления латентных почек с почвенным субстратом. Быстро нараетающая моховая подушка также будет способствовать созданию соответствующей микросреды, что облегчит образование корней. Если создать такие условия для верхнего пучка с доминирующей вертикальной веткой, то теоретически возможны его обособление и дальнейшее развитие в качестве отдельного дерева.

Длительный онтогенез в пессимальных условиях рассматривается как адекватная окружающей обстановке реакция организма, характеризующая его экологическую устойчивость и способность максимально использовать ресурсы среды (Суходолец, 2000). В продуктивных биотопах основное направление отбора связано с хорошим ростом деревьев и повышенной скоростью размножения, в непродуктивных, напротив — с медленным ростом, спорадичностью урожая и длительным онтогенезом (Murphy, 1968; LaMarche, 1969; Richardson, 1998). В этих условиях пониженная семенная продуктивность компенсируется увеличением продолжительности репродуктивного периода. Приведенные выше описания деревьев-долгожителей и деревьев «неопределенного» возраста свидетельствуют о том, что, несмотря на их потенциальную способность к половой репродукции, реальный вклад на семенном уровне в воспроизводство популяций мизерный. Однако на пыльцевом уровне описанные выше группы деревьев являются активными участниками полового и эволюционного процессов.

Находка живых деревьев сосны кедровой сибирской в возрасте, рекордном не только для южной подзоны тайги Западной Сибири, но и для всего ареала этого вида, имеет большое значение для пополнения мировой базы данных по продолжительности жизни древесных растений, дендроклиматологии, лесной экологии и охраны окружающей среды. Возможность анализа структуры кроны живых и хорошо сохранившихся деревьев-долгожителей позволяет расширить наши представления об особенностях онтогенеза вида за пределами средней продолжительности жизни, а также о путях морфологической адаптации кедровых сосен к среде обитания в заболоченных экотопах. Целесообразно ставить вопрос о сохранении этих деревьев и включении описанного острова в число заповедных территорий.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-48454а, 04-04-49795а, 05-04-63109к и 06-04-49065а) и Сибирского отделения РАН (проект фундаментальных исследований № 22.1.8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авров Ф. Д. Популяционная интеграция насаждений кедра сибирского в различных лесорастительных условиях // Лесоведение. 1993. № 4. С. 3—10.

Ваганов Е. А., Наурзбаев М. М., Егерь И. В. Предельный возраст деревьев лиственницы в Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 65—75.

Велисевич С. Н., Горошкевич С. Н. Особенности развития латентных почек *Pinus sibirica* Du Tour // Укр. бот. журн. 1997. Т. 54. № 3. С. 261—265.

Горошкевич С. Н. Взаимосвязь вегетативного и генеративного органогенеза и роста женских побегов кедра сибирского в погодичной динамике // Изв. РАН. Сер. биол. 1992. № 3. С. 368—377.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. Структура и развитие элементов вторичной кроны кедра сибирского // Онтогенез. 1996. Т. 27. № 1. С. 53—61.

Горошкевич С. Н., Велисевич С. Н. Структура кроны кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 110—122.

Горошкевич С. Н., Кустова Е. А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедра сибирского на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243—249ю

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. М., 1989. 105 с.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 312 с.

Конев Г. И. О продолжительности жизни кедра сибирского // Природа. 1955. № 2. С. 120.

Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. Л., 1983. 212 с.

Мухамедшин К. Старейшие деревья в Средней Азии как объект дендрохронологических исследований // Матер. Всесоюз. совещ. по дендрохронологии и дендроклиматологии. Вильнюс, 1968. С. 104—111.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. 272 с.

Поварницын В. А. Кедровые леса СССР. Красноярск, 1944. 220 с.

Суходолец В. В. Приспособленность, экологическая устойчивость и эволюция диплоидных организмов // Генетика. 2000. Т. 36. № 1. С. 5—16.

Хуторной О. В., Велисевич С. Н., Воробьев В. Н. Экологическая изменчивость морфоструктуры кроны кедра сибирского на верхней границе распространения // Экология. 2001. № 6. С. 427—433.

Щеглов И. В. Хронологический перечень важнейших данных из истории Сибири: 1832—1882 гг. Сургут, 1993. 463 с.

Brown P. M. OLDLIST: A database of maximum tree ages // Tree Rings, Environment and Humanity: Relationships and Processes / Eds Dean J. S., Meko D. M., Swetnam T. W. RADIOCARBON (Spec. issue). 1996. P. 727—731.

Brunstein F. S., Yamaguchi D. K. The oldest known Rocky Mountain bristlecone pine // Arctic and Alpine Research. 1992. N 24. P. 253—256.

Currey D. R. An ancient bristlecone pine stand in eastern Nevada // Ecology. 1965. Vol. 46. P. 564—566.

LaMarche V. C. Environment in relation to age of bristlecone pines // Ecology. 1969. N 50. P. 53—59.

Lara A., Villalba R. A. 3620-year reconstruction of temperature from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America // Science. 1993. Vol. 260. P. 1104—1106.

Murphy G. I. Pattern in life history and the environment // Am. Nat. 1968. N 102. P. 390—404.

Nooden L. D. Whole plant senescence // Senescence and aging in plants / Eds L. D. Nooden, A. C. Leopold. Academic Press: San Diego, 1988. P. 391—439.

Richardson D. M. Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. 1998. 527 p.

Schweingruber F. H. Tree rings and environment. Dendroecology. Haupt Publ: Berlin, 1996. 609 p.

Schoettle A. W. Ecological roles of five-needle pines in Colorado: Potential consequences of their loss // Breeding and genetic resources of five-needle pines. USDA Forest Service Proc. RMRS-P-32. 2004. P. 124—135.

SUMMARY

The 629-year-old trees of *Pinus sibirica* Du Tour found in the Eastern Kazakhstan were considered the oldest authentic specimens. However, 700-year-old trees of the Siberian stone pine have been found in a waterlogged ecotope in the southern taiga of the Western Siberia. The dynamics of radial stem growth during last 629 years of the oldest alive is described in the paper. Possibility for life elongation is attained due to epicormic shoots development in basal part of stem and segregation of living wood on peripheral stem zone that links root system with the tree crown. Most of the described trees have male generative organs, and some of them have female ones, but they contribute insignificantly to the population seed reproduction. The finding of alive Siberian stone pine tress of the record age is an addition of great interest to the worldwide database on oldest trees, and allows to extend our knowledge about the ontogenesis of individual tree beyond a mean duration of the species life cycle.

УДК 581.3 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© Л. Д. Копытова, В. А. Осколков, Л. С. Янькова, Г. Г. Суворова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ДРЕВЕСНЫХ И ТРАВЯНИСТЫХ ВИДОВ В ПРИБАЙКАЛЬЕ

L. D. KOPYTOVA, V. A. OSKOLKOV, L. S. YAN'KOVA, G. G. SUVOROVA.
SOME PECULIARITIES OF WATER REGIME OF WOODY AND HERBACEOUS PLANTS IN CISBAIKALIA

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, а/я 317
Факс (3952) 510754
E-mail: bioin@sifibr.irk.ru
Поступила 10.11.2005
Окончательный вариант получен 10.01.2007

Проанализированы изменения интенсивности транспирации и оводненности хвои древесных пород и листьев травянистых многолетников в течение дня и сезона в условиях резкоконтинентального климата в окрестностях г. Иркутска в разные по погодным условиям годы и их связь с некоторыми параметрами внешней среды.

Ключевые слова: интенсивность транспирации, оводненность, коэффициент вариации.

Исследовали особенности водного режима 3 видов хвойных — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и 3 видов травянистых многолетников — одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg.), полыни монгольской (*Artemisia mongolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai), костреца безостого (*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub), произрастающих в одних и тех же условиях водообеспеченности.

В задачу данной работы входило изучение интенсивности транспирации, состояния различных форм воды в хвое древесных и листьях травянистых растений и их зависимость от условий внешней среды.

Наблюдения проводили у 20-летних хвойных пород в питомнике, расположенном на окраине г. Иркутска. Травянистый покров не сомкнут, покрывает почву на 20—30 %, местами приближаясь к мертвопокровному. Рассеянными пятнами произрастают *Achillea millefolium*, *Artemisia commutata*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Vicia cracca*.

Осадки приурочены в основном к июлю—августу, в связи с чем часто в первой половине вегетационного сезона наиболее деятельные горизонты почвы, обогащенные корневыми системами, бедны доступной влагой. Осадков за период вегетации выпадает в среднем 359 мм, из иих более 50 % приходится на июль—август. Относительная влажность воздуха в засушливые периоды снижается до 10 % (Швер, Форманчук, 1981).

Материал и методика

Исследования интенсивности транспирации и содержания воды в листьях проведены у 20-летних растений в питомнике хвойных пород, на пологом склоне восточной экспозиции, с уклоном 2°. Насаждения расположены рядами: один ряд — сосна, два ряда — лиственница и ель, которые чередуются между собой. Расстояние между рядами 1.5 м, а между деревьями в ряду 1 м. Почва серая лесная суглинистая, неоподзоленная на юрских углистых суглинках, подстилаемых песком. Грунтовые воды залегают на значительной глубине.

Интенсивность транспирации регистрировали методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950), который позволяет вычленить не только транспирацию из эвакотранспирации, но и оценить участие отдельных видов и сообществ в этом процессе. За минимальную величину интенсивности транспирации принимали наименьшее ее значение днем, в период наблюдений с 9 до 19 ч. Содержание воды в растениях определяли термовесовым методом. Повторность взятия проб трехкратная. Пробы высушивали при 105 °С до абсолютно сухого веса (Гусев, 1960). Проведена серия ежемесячных измерений влажности хвои в течение мая—августа (V—VIII) у *Pinus obovata* и *Pinus sylvestris*. Для определения свободной и связанной воды использован рефрактометрический метод (Маринчик, 1957; Гусев, 1960). Метод основан на способности или неспособности воды выходить из тканей растений в гипертонический раствор сахарозы. Под свободной или слабо связанной водой мы имеем в виду ту воду, которая была извлечена из растительных тканей при помощи 30%-ного раствора сахарозы. Содержание воды в растениях рассчитывали в процентах от сырой массы, интенсивность транспирации — в граммах воды на грамм сырой массы в час (г/г · ч). Результаты анализа интенсивности транспирации, содержания воды в листьях отдельных видов травянистых и древесных растений рассмотрены по средним значениям дневной и сезонной динамике. У 20-летних древесных растений исследовалась хвоя прошлого года в средней части кроны юго-западной экспозиции.

Статистическая обработка данных проводилась по следующим формулам:

$x_{sr} = \Sigma x/n$ — среднеарифметическая,

$m = \delta/\sqrt{n}$ — ее ошибка,

$CV = (\delta/x_{sr}) \cdot 100$ — коэффициент вариации,

$r = \Sigma(\Delta x \cdot \Delta y)/\sqrt{(\Sigma\Delta x^2 \cdot \Sigma\Delta y^2)}$ — коэффициент корреляции,

$m_r = (1 - r^2)/\sqrt{n}$ — его ошибка (Лакин, 1980).

Pinus sylvestris является полиморфным видом, большая адаптационная амплитуда которого обусловлена в основном спецификой его водного режима, а также целым рядом морфологических и функциональных особенностей, что позволяет сосне произрастать как в условиях заболачивания, так и засухи (Ахромейко, 1950; Сенькина, 1998; Загирова, 1999). *Pinus obovata* — мезофит, более чувствительна к влажности, *Larix sibirica* по ряду признаков — ксеромезофит (Коропачинский. 1983; Нестерович и др., 1986).

Результаты и обсуждение

К настоящему времени имеется обширная литература по различным вопросам водообмена растений. В большей степени этот вопрос исследован в пустынных, степных, луговых сообществах (Бейдеман, 1960; Свешникова, 1965, 1980; Горшкова, 1966, 1970, 1971; Бобровская, 1969; Антипов, 1971; Алексеенко, 1976; Копытова, 1977, 1983, 2003; Горшкова, Зверева, 1988; Журавлева, 1994, и мн. др.). Менее изучен водный режим древесных видов растений (Бейдеман, Паутова, 1969; Курбатский, 1972; Касьянова, Погодаева, 1979; Сенькина, 1998, 2001, 2002). Но и на сегодняшний день изучение всех аспектов водиого режима растений не потеряло своей актуальности.

Содержание воды в листьях растений

Запас воды в листьях является существенным показателем водного режима, позволяющим составить представление об экологии вида, степени подвижности воды в течение дня и с мая по август. По содержанию воды в листьях и ее потерям на испарение можно судить о скорости расхода воды и активности ее поглощения корневой системой.

Для характеристики водного режима растений наблюдения проводили в течение 2 лет, различающихся по уровню осадков: 1995 г. — засушливый и 1996 г. — влажный. Отклонения от среднегодовой нормы в выпадении осадков в 1995 г. начались уже весной: в мае выпало 15 мм, что в 2.1 раза меньше среднемноголетней нормы. В июне количество осадков составило 48, вместо 70 мм по норме. В июле осадков было в 3.1 раза меньше нормы. Среднемесячная температура воздуха в период наблюдений была выше среднемноголетней на 1.3—1.8 °С. Запас влаги в почве в июле—августе снижался до 30 мм в 50-сантиметровом слое.

Типичным примером года с повышенным увлажнением может быть 1996 г. Осадков в июне выпало 108 вместо 70 мм по норме, а в июле — 127 вместо 92 мм. За вегетационный период, т. е. за май—август, выпало 338 мм осадков, что составляет почти 85 % годовой суммы. Год отличался теплой весной. В июне температура приближалась к норме, в июле же превысила норму на 1.2 °С.

Оводненность хвои древесных растений в течение дня (с 9 до 18 ч) достаточно стабильна (рис. 1), без резких колебаний, с разницей между утренними максимальными и дневными минимальными величинами в десятые доли процента, но в отдельные дни она увеличилась до 2—5 %. У травянистых многолетников дневные изменения влажности листьев составляют 7—16 % (*Taraxacum officinale*, *Artemisia mongolica*, *Bromopsis inermis*), особенно эти колебания заметны в засушливый год (рис. 1, *а*).

Различия в содержании воды в листьях в течение сезона вегетации в разные по увлажнению годы проявляется довольно четко (табл. 1, 2).

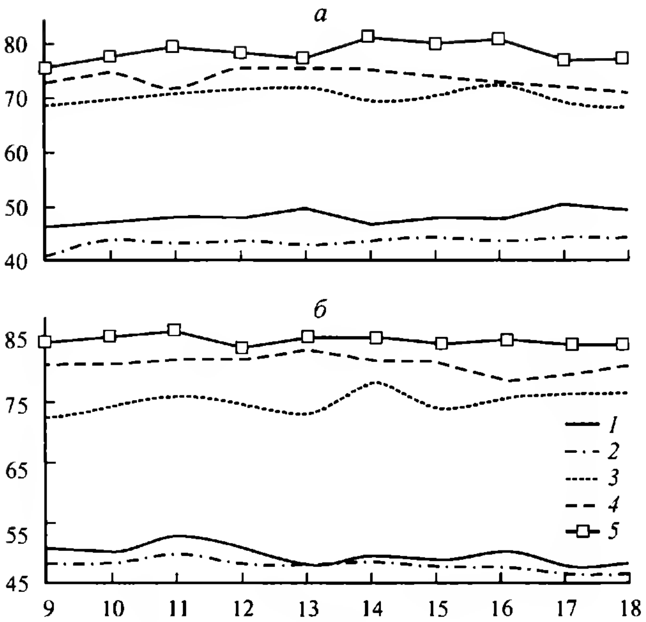


Рис. 1. Дневные изменения содержания воды (%) в листьях и хвое: *а* — 25 мая 1995 г., *б* — 23 мая 1996 г.

1 — *Pinus sylvestris*, *2* — *Picea obovata*, *3* — *Larix sibirica*, *4* — *Bromopsis inermis*, *5* — *Taraxacum officinale*. По оси абсцисс — часы, по оси ординат — содержание воды (%).

В исследуемый 1995 г., как у древесных, так и травянистых видов растений в мае отмечено пониженное содержание воды по сравнению с летними месяцами. В июне и июле оводненность хвои у древесных пород повысилась относительно весеннего периода на 10—16 %. У *Larix sibirica* и травянистых растений в июне произошло повышение на 3—7 %. В год с благоприятным увлажнением (1996 г.) резких

ТАБЛИЦА 1

Изменение содержания воды (%) и его вариабельность (CV, %) в листьях растений в мае—августе (V—VIII) 1995 г.

Виды	V	VI	VII	VIII
Содержание воды, %				
Pinus sylvestris	45 ± 0.9	51 ± 0.4	55 ± 0.8	56 ± 0.8
Picea obovata	38 ± 0.6	52 ± 1.2	54 ± 1.3	53 ± 1.6
Larix sibirica	71 ± 1.4	72 ± 0.7	62 ± 1.5	61 ± 0.9
Bromopsis inermis	69 ± 1.8	73 ± 1.7	63 ± 1.4	62 ± 1.3
Artemisia mongolica	76 ± 1.2	83 ± 1.8	70 ± 0.6	70 ± 0.9
Taraxacum officinale	80 ± 1.2	83 ± 1.7	78 ± 0.8	79 ± 1.7
Коэффициент вариации (CV), %				
Pinus sylvestris	6.1 ± 1.5	19.6 ± 4.6	15.5 ± 3.6	4.9 ± 1.0
Picea obovata	4.2 ± 1.1	10.6 ± 1.8	9.3 ± 1.5	11.3 ± 1.9
Larix sibirica	8.3 ± 1.4	2.5 ± 0.7	10.8 ± 1.7	6.2 ± 1.1
Bromopsis inermis	10.0 ± 1.8	4.0 ± 1.6	10.6 ± 1.6	8.4 ± 1.4
Artemisia mongolica	6.2 ± 1.2	3.0 ± 0.8	3.9 ± 0.6	5.3 ± 0.9
Taraxacum officinale	3.9 ± 1.0	8.1 ± 1.5	4.9 ± 0.7	4.0 ± 0.7

ТАБЛИЦА 2

Изменение содержания воды (%) и его вариабельность (CV, %) в листьях растений в мае—августе (V—VIII) 1996 г.

Виды	V	VI	VII	VIII
Содержание воды, %				
Pinus sylvestris	51 ± 0.4	51 ± 0.6	56 ± 0.3	55 ± 0.3
Picea obovata	41 ± 0.3	48 ± 0.5	55 ± 0.6	53 ± 0.7
Larix sibirica	78 ± 1.6	66 ± 0.6	72 ± 0.3	70 ± 0.7
Bromopsis inermis	68 ± 0.4	75 ± 0.7	76 ± 0.7	65 ± 0.4
Artemisia mongolica	82 ± 0.4	81 ± 0.5	81 ± 0.5	78 ± 0.4
Taraxacum officinale	85 ± 0.3	84 ± 0.3	84 ± 0.3	87 ± 0.4
Коэффициент вариации (CV), %				
Pinus sylvestris	2.7 ± 0.5	5.7 ± 0.9	2.8 ± 0.3	2.4 ± 0.4
Picea obovata	2.4 ± 0.5	12.7 ± 2.5	5.2 ± 0.4	4.6 ± 0.8
Larix sibirica	7.2 ± 1.5	4.1 ± 0.5	2.6 ± 0.3	4.3 ± 0.7
Bromopsis inermis	5.6 ± 0.8	4.4 ± 0.7	3.9 ± 0.5	2.8 ± 0.4
Artemisia mongolica	2.8 ± 0.4	2.6 ± 0.4	2.7 ± 0.4	1.7 ± 0.4
Taraxacum officinale	3.2 ± 0.6	1.4 ± 0.2	1.2 ± 0.3	1.3 ± 0.3

изменений в содержании воды в хвое и листьях не наблюдалось. У *Pinus sylvestris*, *Artemisia mongolica*, *Taraxacum officinale* разница между минимальным и максимальным снижением запаса воды в хвое и листьях составляет 2—5 %. У *Pinus obovata* эти колебания достигали 14 %. Весеннее максимальное содержание воды в хвое *Larix sibirica* (71—78 %) может быть обусловлено интенсивным ростом молодых побегов (табл. 1, 2).

Изменчивость содержания воды в листьях растений каждого вида мы оценивали по коэффициенту вариации, который отражает разброс результатов вокруг средних значений и позволяет выявить меру видоспецифичности признака в сообществе.

Так, в год с недостаточным увлажнением содержание воды в хвое *Larix sibirica* колебалось от 2.5 до 10.8 %, в год с неблагоприятным увлажнением эта величина составила CV = 2.6—7.2 %. Высокий диапазон варьирования в 1995 г. наблюдался в хвое *Pinus sylvestris* и *Pinus obovata* (CV = 4.9—19.6 и CV = 4.2—11.3 %), в 1996 г. CV = 2.4—5.7 и CV = 2.4—12.7 % соответственно (табл. 1, 2). В год с достаточным запасом продуктивной влаги в почве резких колебаний в содержании воды в хвое не наблюдалось (табл. 1, 2).

Оказалось, что для травянистых растений с высокой оводненностью листьев (*Artemisia mongolica* — 78—82 %, *Taraxacum officinale* — 84—87 %) характерна и ее меньшая изменчивость в течение сезона вегетации: коэффициент вариации составлял 1.2—3.2 %.

Рассмотренные нами видовые особенности содержания воды в хвое древесных и листьях травянистых растений дают возможность косвенно судить о степени упорядоченности различных фракций внутриклеточной воды. Это зависит прежде всего от содержания в тканях листа гидрофильных метаболитов и степени водоснабжения (Гусев, Шпагина, 1981).

По нашим наблюдениям, свободной воды в хвое сосны содержится 7—16 %, в засушливый период — 2—12, что составляет примерно 7—30 и соответственно 3—22 % от общего ее содержания; в хвое ели в среднем до 25 %. Уровень свободной воды в хвое лиственницы в отдельные периоды достигал до 35 % от общего количества. Колебания ее содержания в листьях травянистых растений гораздо значительнее. У *Artemisia mongolica* — 31—63 %, *Taraxacum officinale* — 33—70, у *Bromopsis inermis* — 21—45 % от общего ее запаса. Следовательно, вода, содержащаяся в тканях травянистых растений, подвергается более сильным количественным изменениям по сравнению с древесными растениями.

В целом прослеживается довольно тесная связь уровня содержания воды в листьях с экологическими особенностями растений. Наиболее обогащены водой листья мезофильных видов (*Taraxacum officinale*, *Artemisia mongolica* и *Larix sibirica*). У видов с ксероморфной структурой запас воды в листьях сокращается (*Pinus sylvestris* и *Bromopsis inermis*).

Интенсивность транспирации

Изучение транспирации как составной части эколого-физиологических исследований позволяет выявить взаимоотношения между различными видами растительного сообщества и условиями их произрастания (Крамер, Козловский, 1983).

Колебания интенсивности транспирации в течение дня и сезона вегетации определяются в основном изменением соотношения тепла и влаги в окружающей среде. Определенную поправку в колебания вносят возрастные изменения в растениях и особенности структуры каждого вида.

Анализ изменений интенсивности транспирации в течение дня показал, что для растений каждого вида характерна определенная амплитуда колебаний расхода воды как в течение дня, так и сезона вегетации. В целом интенсивность транспирации хвойных пород деревьев невелика. Ее дневные колебания у *Pinus sylvestris* в период засухи (10 июля 1995 г.) составляют 0.16—0.62 г/г · ч (рис. 2). Большинство же исследователей (Измайлова, 1965; Паутова, 1976; Касьянова, 1979; Сенькина, 1998, 2002 и др.) относят *Pinus sylvestris* к группе слаботранспирирующих пород с интенсивностью менее 0.2 г/г · ч. В ходе дня максимальная потеря воды наблюдается в 11—12 ч, второй заметный подъем — 14—16 ч. Как правило, в утренние часы транспирация сравнительно невысокая, снижение происходит также и в вечерние часы.

Picea obovata расходует воду с меньшей интенсивностью, чем *Pinus sylvestris*. В течение дня уровень интенсивности транспирации колеблется в пределах 0.19—0.64, в засушливый год — 0.07—0.39 г/г · ч. В дневной динамике отмечаются одно-два снижения (рис. 2). У лиственницы дневные колебания интенсивности транспирации лежат в пределах 0.42—1.15 в благоприятный по увлажнению год, а в 1995 г. эта величина составляла 0.21—0.84 г/г · ч. В дневном ходе сохраняются как пульсирующий характер изменений транспирации, так и число ее понижений от одного до трех.

Травянистые многолетники, произрастающие под пологом молодых хвойных пород деревьев, расходуют воду в значительно большей степени. Так, интенсивность транспирации у *Taraxacum officinale* в течение дня в засушливый период составляет в среднем 0.42—1.7 г/г · ч, максимально 2.3 в 1996 г. — 0.56—2.8, максимально 3.78 г/г · ч. У *Artemisia mongolica* в 1995 г. соответственно 0.4—1.3, максимально 1.7, а в 1996 г. — 0.43—2.2, максимально 3.0 г/г · ч. Среднедневная транспирация у злака *Bromopsis inermis* колеблется от 0.31—0.55 в 1995 г. и 0.33—1.24 г/г · ч в 1996 г. (рис. 2).

В июне—июле 1995 г. наблюдалось иссушение почвенного горизонта так, что в отдельные декады запас доступной влаги в слое 0—50 см приближался к 29 мм. Поэтому в течение лета скорость расхода воды у исследованных видов не постоян-

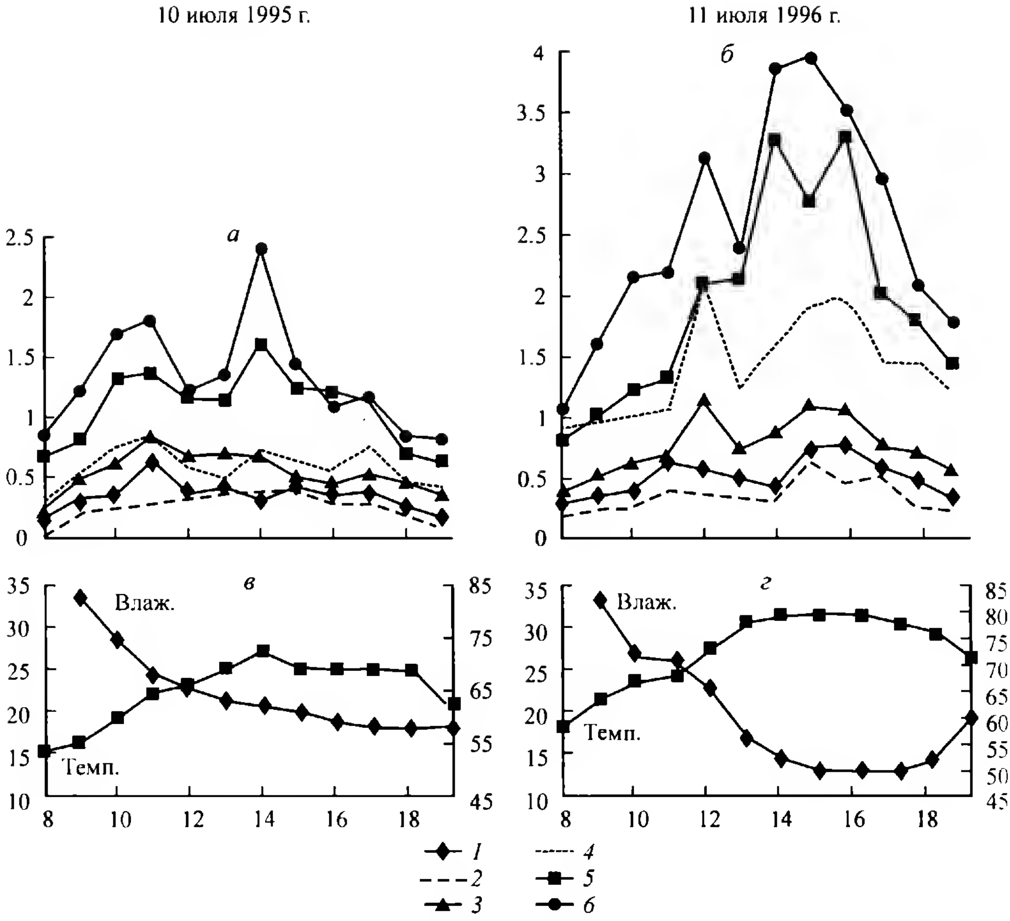


Рис. 2. Дневные изменения температуры (°С), влажности воздуха (%) и интенсивности транспирации (г · г/ч) древесных и травянистых растений.

1 — *Pinus sylvestris*, *2* — *Picea obovata*, *3* — *Larix sibirica*, *4* — *Bromopsis inermis*, *5* — *Artemisia mongolica*, *6* — *Taraxacum officinale*. По оси абсцисс — часы, по оси ординат: *а*, *б* — интенсивность транспирации, г · г/ч; *в*, *г*: слева — температура, °С, справа — влажность воздуха, %.

на. Максимальная величина у низкотранспирирующих видов (*Pinus sylvestris* и *Pinus obovata*) отмечается в июне, с высокой транспирацией в июле—августе (табл. 3).

В благоприятный по увлажнению год с мая шло постепенное нарастание расхода воды и в июле при среднемесячной температуре воздуха 20 °С и запасах доступной влаги в почве, достигающих 93 мм, отмечена его максимальная величина у всех исследованных видов растений (табл. 3). В августе постепенно снижаются потери воды на фоне падающей температуры воздуха до 15 °С и запаса влаги в почве до 58 мм.

В отличие от *Larix sibirica* вечнозеленые *Pinus obovata* и *Pinus sibirica* расходуют воду со значительно меньшей скоростью и реакция на изменение среды у них слабая. Например, амплитуда колебаний скорости расхода воды в разные по увлажнению годы весьма незначительна (табл. 3).

В сезонной динамике интенсивности транспирации нет четкой картины варьирования, как по годам, так и по отдельным видам. Виды растений с различной интенсивностью транспирации имеют различные коэффициенты вариации (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Интенсивность транспирации (г/г · ч) и уровень ее вариабельности (CV, %) у растений в июне—августе (VI—VIII) 1995 и 1996 гг.

Виды	1995 г.			1996 г.			
	VI	VII	VIII	V	VI	VII	VIII
				Интенсивность транспирации, г/г·ч			
Pinus sylvestris	0.50 ± 0.04	0.36 ± 0.04	0.44 ± 0.06	0.23 ± 0.02	0.47 ± 0.05	0.57 ± 0.05	0.53 ± 0.06
Picea obovata	0.32 ± 0.06	0.34 ± 0.04	0.31 ± 0.03	0.11 ± 0.01	0.29 ± 0.03	0.37 ± 0.05	0.35 ± 0.03
Larix sibirica	0.57 ± 0.05	0.56 ± 0.04	0.75 ± 0.06	0.36 ± 0.04	0.63 ± 0.05	0.83 ± 0.08	0.80 ± 0.07
Bromopsis inermis	0.54 ± 0.05	0.55 ± 0.04	0.65 ± 0.06	0.36 ± 0.02	1.00 ± 0.11	1.46 ± 0.14	0.73 ± 0.09
Artemisia mongolica	1.11 ± 0.11	1.26 ± 0.07	—	0.48 ± 0.04	1.19 ± 0.11	1.99 ± 0.22	1.33 ± 0.18
Taraxacum officinale	1.26 ± 0.14	1.31 ± 0.16	1.27 ± 0.07	0.55 ± 0.03	1.44 ± 0.13	2.79 ± 0.26	1.53 ± 0.12
				Коэффициент вариации (CV), %			
Pinus sylvestris	22.0 ± 5.2	38.9 ± 8.3	45.4 ± 9.3	30.4 ± 7.2	36.2 ± 8.1	26.3 ± 6.2	37.7 ± 8.4
Picea obovata	28.1 ± 6.6	22.0 ± 4.6	38.7 ± 7.9	30.9 ± 7.3	37.9 ± 8.5	43.2 ± 10.2	22.8 ± 5.4
Larix sibirica	24.6 ± 5.8	28.6 ± 6.1	29.3 ± 6.0	33.3 ± 7.8	25.4 ± 5.7	30.1 ± 6.7	28.7 ± 6.4
Bromopsis inermis	27.8 ± 6.6	27.3 ± 5.8	30.8 ± 6.5	13.9 ± 3.1	36.0 ± 8.0	29.4 ± 6.6	42.5 ± 9.5
Artemisia mongolica	28.8 ± 6.8	22.3 ± 5.4	—	25.0 ± 5.9	30.2 ± 6.7	37.2 ± 8.8	40.6 ± 9.6
Taraxacum officinale	33.3 ± 7.8	41.2 ± 8.8	20.5 ± 4.8	18.2 ± 4.1	28.5 ± 6.4	29.7 ± 6.6	26.1 ± 5.8

Например, для таких видов, как сосна, ель, кострец, одуванчик, имеющих разный уровень интенсивности транспирации, характерна ее высокая изменчивость: коэффициент вариации у них составляет 36—45, при коэффициенте вариации влажности листьев 1.2—11.0 %.

Среди природных явлений, оказывающих влияние на водообмен растений, значительное место принадлежит не только уровню водообеспеченности, но и таким факторам, как температура, влажность воздуха, освещенность. Коэффициент корреляции рассчитан для *Pinus sylvestris* и *Taraxacum officinale* в первой половине лета, когда активно идут ростовые процессы. Температура воздуха в июне 1995 г. варьировала в пределах 13—18 °С, влажность воздуха — 53—70 %; в 1996 г. соответственно 11—15 °С, 43—84 %. Запас влаги в почве изменялся в 1995 г. от 29 до 32 мм, в 1996 г. от 63 до 93 мм. В 1995 г. зависимость интенсивности транспирации с температурой и влажностью воздуха у *Pinus sylvestris* практически равна нулю, $r = -0.02$ и $r = 0.04$ соответственно, а с освещенностью более тесная ($r = 0.50 \pm 0.02$). У *Taraxacum officinale*, наоборот, связь с температурой воздуха и освещенностью высокая положительная ($r = 0.71 \pm 0.14$, $r = 0.75 \pm 0.06$ соответственно), с влажностью воздуха — отрицательная ($r = -0.60 \pm 0.02$). В 1996 г. у *Pinus sylvestris* корреляция с температурой воздуха низкая ($r = 0.04$), с освещенностью более тесная ($r = 0.60 \pm 0.03$). У *Taraxacum officinale* высокая корреляция с температурой воздуха и освещенностью ($r = 0.75 \pm 0.08$, $r = 0.78 \pm 0.07$ соответственно), влажностью воздуха — отрицательная ($r = -0.34 \pm 0.02$). При пасмурной погоде (20 июня 1996 г.) существенную роль играет влажность воздуха, а коэффициент корреляции с температурой при таких условиях отрицательный ($r = -0.47 \pm 0.02$). Интенсивность транспирации сопряжена с содержанием и изменениями свободной воды в растениях — зависимость положительная ($r = 0.62 \pm 0.04$). В отдельные периоды сезона вегетации, отличающиеся теплой, солнечной погодой, можно наблюдать отрицательную зависимость интенсивности транспирации от влажности воздуха ($r = -0.45 \pm 0.03$), положительную от температуры воздуха ($r = 0.76 \pm 0.05$) и отрицательную от количества свободной воды в листьях ($r = -0.65 \pm 0.04$).

Заключение

Рассмотренные особенности интенсивности транспирации и оводненности хвои деревьев и травянистых многолетников в дневной и сезонной динамике позволяют сделать вывод, что наиболее благоприятным периодом для протекания этих процессов является июль. Он характеризуется благоприятным сочетанием тепла и влаги. Однако изменения этих процессов зависят от возрастных и структурно-функциональных особенностей исследуемых видов. Прослеживается довольно тесная связь уровня содержания воды в листьях и расхода ее с экологической природой растений. Наиболее обогащены водой и интенсивно ее расходуют мезофильные виды, по мере нарастания ксероморфности сокращается запас воды в листьях. Варьирование изучавшихся признаков как в отдельные периоды вегетации, так и в различные по влагообеспеченности годы имеет свои особенности. Причем растениям с высокой степенью оводненности листьев свойственна ее меньшая изменчивость в течение сезона вегетации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л., 1976. 196 с.

Антипов Н. И. К вопросу об эволюции мезофитов, гигрофитов и ксерофитов // Физиология засухоустойчивости растений. М., 1971. С. 247—249.

Ахромейко А. И. Физиологическое обоснование разведения сосны в степях // Бузулукский бор. М.; Л., 1950. Т. 3. 264 с.

Бейдеман И. Н. Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при различных типах водного режима почв в различных климатических условиях // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 8. С. 1108—1122.

Бейдеман И. Н., Паутова В. Н. Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. М., 1969. 384 с.

Бобровская Н. И. Новые данные о величинах водного дефицита пустынных растений // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1054—1058.

Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 273 с.

Горшкова А. А. Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1970. 57 с.

Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 6—113.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Основные черты водного режима растений // Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. С. 48—99.

Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., 1960. 21 с.

Гусев Н. А., Шпагина О. В. О значении исследований состояний воды // Вопросы водообмена и состояния воды в растениях. Казань, 1981. С. 5—51.

Журавлева Н. А. Физиология травянистого сообщества. Новосибирск, 1994. 169 с.

Загирова С. В. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен у хвойных. Екатеринбург. 1999. 107 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения интенсивности транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н. Интенсивность транспирации высокогорных растений в зависимости от высоты их произрастания // Проблемы ботаники. М.; Л., 1965. Т. 7. С. 205—212.

Касьянова Л. Н., Погодаева Н. Н. Транспирация и продуктивность растений Забайкалья. Новосибирск, 1979. 185 с.

Копытова Л. Д., Горшкова А. А. Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дегрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 53—95.

Копытова Л. Д. Особенности водного режима луговых растений западного участка БАМ // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 133—141.

Копытова Л. Д. Основные показатели водного режима степных растений в связи с их экологией и биоморфологией // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 111—119.

Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск, 1983. 384 с.

Крамер П. Д., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 458 с.

Курбатский Н. П. Сезонные изменения влажности хвои у вечнозеленых древесных пород тайги // Лесоведение. 1972. № 2. С. 44—50.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. С. 40—176.

Маринчик А. Ф. Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы // Биологические основы орошаемого земледелия. М., 1957. С. 584—594.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков Н. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск, 1986. 143 с.

Паутова В. Н. Водный режим растений и почв // Природные условия Северо-Восточного Прибайкалья. Новосибирск, 1976. С. 273—340.

Свешникова В. М. Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира // Проблемы ботаники. М., 1965. Т. 7. С. 192—207.

Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный режим // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Л., 1980. С. 125—136.

Сенькина С. Н. Водный обмен хвои деревьев ели разного возраста // Лесоведение. 1998. № 1. С. 60—68.

Сенькина С. Н. Водный режим древесного и травяно-кустарничкового яруса в средней подзоне тайги // Лесные стационарные исследования. Тула, 2001. С. 380—381.

Сенькина С. Н. Изменение водного режима хвои сосны в зависимости от условий произрастания // Лесоведение. 2002. № 1. С. 24—29.

Швер Ц. А., Форманчук Н. П. Климат Иркутска. Л., 1981. 246 с.

SUMMARY

Based on large scope of data, we have analyzed the level of changes of transpiration intensity and water availability for coniferous tree species and herbaceous perennials in daily and seasonal dynamics in the conditions of sharply continental climate in a number of years with different humidity. The connection of the data obtained with some environmental parameters was also analyzed.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.734

© **Н. Н. Цвелёв**

О РОДЕ САБЕЛЬНИК (*COMARUM, ROSACEAE*)

N. N. TZVELEV. ON THE GENUS *COMARUM* (*ROSACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 19.12.2006

Циркумбореальный род сабельник (*Comarum* L.), согласно автору, представлен одним видом *C. palustre* L. с 3 подвидами: преимущественно европейским и западноазиатским *C. palustre* subsp. *palustre*, преимущественно североамериканским и восточноазиатским *C. palustre* subsp. *angustifolium* (Raf.) Tzvel. и арктическим *C. palustre* subsp. *arcticum* (Gand.) Tzvel. Приведена краткая характеристика подвидов и их географического распространения.

Ключевые слова: сабельник, *Comarum, Rosaceae*.

Во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941) приводятся 2 вида рода сабельник (*Comarum* L.): циркумбореальный *C. palustre* L. и центральноазиатский *C. salesovianum* (Steph.) Aschers. et Graebn. В отношении последнего из этих видов уже С. В. Юзепчук (1941 : 78) отметил, что он заслуживает выделения в особый род, но только значительно позднее — в 1984 г. — он был выделен в монотипный род *Farinopsis* Chrtek et Soják (1984, Čas. Nár. Mus. Praga, Rada Přír. 153, 1 : 10) под названием *F. salesoviana* (Steph.) Chrtek et Soják (1984, l. c. : 10). Несмотря на явную близость к роду *Comarum*, он хорошо отличается от него анемохорными диаспорами и в большей степени одревесневающими побегами, являясь более высоко специализированным к более сухим и открытым местообитаниям. Если у *C. palustre* орешкообразные «плодики» многоорешков голые и отделяются от густоволосистого цветоложа без волосков, распространяясь гидрохорно или зоохорно, то у *Farinopsis salesoviana* «плодики» довольно длинно волосистые и отделяются от еще более длинно волосистого цветоложа с пучком волосков у своего основания. Нам приходилось наблюдать этот оригинальный вид на Памире.

После выделения рода *Farinopsis* род *Comarum* стал считаться монотипным, хотя в его пределах уже описывались виды и таксоны более низкого ранга. Так, еще в 1836 г. известным американским ботаником C. S. Rafinesque (1836) были описаны 2 вида из Северной Америки: *C. digitatum* Raf. и *C. angustifolium* Raf. Позднее, в 1840 г., им же был описан еще вид *C. tomentosum* Raf., основывающийся на ранее описанной из Европы (Швеция и Ирландия) разновидности *C. palustre* var. *villosum* Pers., а в пределах *C. angustifolium* установлена разновидность var. *parvifolium* Raf. с Лабрадора. В 1914 г. 2 американских автора — M. L. Fernald и B. Long — отказались от видов, предложенных Rafinesque, и приняли для Северной Америки один вид — *Potentilla palustris* (L.) Scop. с 3 разновидностями: var. *palustris*, var. *parvifolia* (Raf.) Fern. et Long и var. *villosa* (Pers.) Lehm.

В Европе, кроме уже упомянутой разновидности *Comarum palustre* var. *villosum* Pers., в 1909 г. был описан еще арктический вид *C. arcticum* Gand., а в 1914 г.

J. G. Gunnarsson разделил известный ему европейский материал по *C. palustre* s. l. (у него *Potentilla palustris*) на 4 «формы»: f. *typica* Gunnarss. (1914, Bot. Not. (Lund), 1914, 5 : 218) с опушением средней густоты и голыми сверху листьями, f. *glandulosa* Gunnarss. (l. c. : 219) с обильным опушением из цветных железистых волосков, f. *subsericea* (W. Becker) Gunnarss. (l. c. : 221) с очень обильным мохнатым или шелковистым опушением листьев и стеблей и f. *ambifaria* Gunnarss. (l. c. : 222) с обильно развитым опушением как из простых, так и железистых волосков.

В СССР, а позднее в России некоторые авторы также отмечали большой полиморфизм *Comarum palustre* s. l. Так, Т. П. Кобелева (1976 : 121) во «Флоре северо-востока европейской части СССР» выделяла 4 экологические формы в пределах этого вида: небольшие растения с округлым очертанием листьев и с тесно сближенными листочками (вероятно, *C. arcticum*), растения с крупными удлиненными, но относительно слабо опушенными листьями (вероятно, *C. palustre* s. str.), растения с почти голыми листьями (вероятно, *C. angustifolium*) и растения с шелковисто-бархатным опушением обеих сторон листьев (вероятно, *C. palustre* var. *villosa*). В. Н. Гладкова (1984 : 134—137) в «Арктической флоре СССР», отмечая большую изменчивость вида, упоминает о *C. angustifolium* var. *parvifolia* и *C. arcticum*, не выделяя, однако, последний вид в качестве особого таксона. В отношении изменчивости хромосомных чисел *C. palustre* Гладкова считает, что отклонения по хромосомным числам *C. palustre* в Арктике, вероятно, являются результатом нарушений митотического цикла в суровых условиях существования. Р. В. Камелин (2001 : 394) во «Флоре Восточной Европы» также отметил большой полиморфизм *C. palustre*, упомянул многие таксоны, описанные в его пределах, и совершенно правильно заключил, что «состав внутривидовых таксонов, которые несомненно, реально существуют в составе *C. palustre* пока неясен».

Нас род *Comarum* заинтересовал в связи с обработкой гербарного материала, собранного нами во время многочисленных поездок по югу Дальнего Востока. Еще в природе мы обратили внимание на отличие собранных нами образцов сабельника из Приморского края («о. Путятин, 3 IX 1982, № 79») и с Курильских островов («о. Кунашир, пос. Горячий Пляж в 5—6 км к западу от Южно-Курильска, 13 IX 1984; № 164») от образцов этого вида из Ленинградской обл. Уже в настоящее время в результате просмотра всего материала Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) с юга Дальнего Востока и из Северо-Западной России выявилось существование вполне выдержанных морфологических различий между образцами из этих районов, что свидетельствовало о принадлежности их к разным таксонам. Для того чтобы выяснить название и ранг этих таксонов, а также их ареалы, пришлось просмотреть весь хранящийся в Гербарии LE материал по роду *Comarum*.

В результате просмотра мы пришли к выводу, что в пределах *C. palustre* s. l. могут быть выделены 3 подвида, которые имеют достаточно хорошо обособленные друг от друга ареалы и уже были описаны в качестве видов, а также несколько разновидностей. Выделенные таксоны рассматриваются ниже более подробно. В Африке, южной половине Азии, Южной и Центральной Америке род *Comarum* не представлен.

Comarum L., 1753, Sp. Pl. : 502; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 220. — Typus: *C. palustre* L.

C. palustre L., 1753, Sp. Pl. : 502; Юз., 1941, во Фл. СССР 10 : 74. — *Potentilla palustris* (L.) Scop., 1772, Fl. Carniol., ed. 2, 1 : 359.

а. *C. palustre* subsp. *palustre.*

К сожалению, мы не имели возможности выбрать или увидеть лектотип *C. palustre* в Гербарии К. Линнея в Лондоне и при выборе типового подвида учитывали лишь его широкое распространение в Европе, в том числе в Швеции (в Гербарии LE имеются его образцы из окрестностей Уппсалы, Гетеборга, Стокгольма и других шведских городов), а также то обстоятельство, что другие подвиды выделялись в качестве самостоятельных видов. При отсутствии подходящего образца в Гербарии Линнея лучше выбрать в качестве неотипа другой экземпляр, например шведский эксиккат: «Pl. Suec. Exs. N 979, prov. Dalarna, paroecia Rattvik, Vikarbyn, in lacus Siljan, 29 VII 1917, G. Samuelsson».

Наиболее выдержанным отличием subsp. *palustre* от других подвидов является обычно обильное оттопыренное опушение из простых, а часто и цветных железистых волосков на цветоножках, а нередко также и в верхней части стеблей. Листья обычно довольно крупные, эллиптические, крупнозубчатые, снизу отстояще и довольно густо опушенные, с 5, реже 7 листочками. Цветки обычно крупные и довольно многочисленные с небольшими (в 2 раза короче чашечки) ланцетными лепестками.

Subsp. *palustre* распространен в значительной части Европы, исключая Арктику, многие горные районы Средней Европы и юг Средиземноморья. В Азии его ареал охватывает Кавказ, немного заходя на северо-восток Турции, Западную Сибирь кроме Арктики, Гипоарктики и части Алтая, север Казахстана (на юге до гор Улутау), в Восточной Сибири значительную часть Красноярского края, Тувы и Иркутской обл., небольшую часть Забайкалья и бассейн Вилюя в Якутии. Из Центральной Азии в Гербарии LE имеется только один образец этого подвида из Северной Монголии: «Circa lacum Ubsa, Ulangom, in paludibus, 3 VII 1879, G. Potanin». Из Северной Америки в Гербарии LE имеются только 2 образца: «Flora of Manitoba, Whiteshell Forest Reserve, wet ground, 26 VI 1951, 1951, N 8718, H. Scoggan», «Plants of Ontario, Thunder Bay distr., boggy meadows at fringe of lake, 24 VII 1959, N 6501, C. E. Garton», однако к subsp. *palustre* следует относить и образцы, цитированные под названием «*Potentilla palustris* var. *villosa* (Pers.) Lehm.» в работе Fernald и Long (1914 : 11) из провинций Квебек, Новая Шотландия, Мэн, Нью-Йорк и Манитоба. Имеется немало европейских видов, заходящих на восток Северной Америки из Европы, но многие из них, как, возможно, и европейский подвид сабельника, могут быть занесены сюда первыми колонистами.

И в принятом нами объеме subsp. *palustris* довольно изменчив в отношении опушения, хотя приуроченность различным образом опушенных форм к определенным географическим районам нам установить не удалось. Пожалуй, более других выделяется разновидность var. *villosum* Pers. (1807, Syn. Pl. 2 : 58), описанная из Швеции и Ирландии, хотя в Европе она обычно приурочена к более южным районам. Например, она значительно преобладает в лесостепных и степных районах Восточной Европы, особенно на Южном и Среднем Урале. По-видимому, в лесной зоне эта разновидность приурочена в основном к местам с выходами известняков и близких к ним пород. Она известна еще под названием *Potentilla palustris* var. *villosus* (Pers.) Lehm. (1851, Stirp. Pug. 9 : 44), а Rafinesque придал ей ранг самостоятельного вида — *Comarum tomentosum* Raf. (1840, l. c. : 170). Сюда же, по-видимому, принадлежит и «форма» *Potentilla palustris* f. *subsericea* Gunnarss. (1914, Bot. Not. 1914, 5 : 221). *Comarum palustre* var. *villosum* отличается от типовой разновидности (var. *palustre*) очень обильным (мохнатым) опушением из простых волосков на нижней стороне листьев, цветоножках и стебле. Верхняя сторона листьев, обычно голая у типовой разновидности, у var. *villosum* тоже довольно густо, но прилегающе волосистая, а у верхних листьев нередко шелковистая.

Цветные железистые волоски у subsp. *palustre* могут вообще отсутствовать, но чаще имеются преимущественно на цветоножках, реже почти на всем растении. Довольно редкую разновидность с заметным преобладанием железистого опушения можно назвать **Comarum palustre var. glutinosum (Gunnarss.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (= *Potentilla palustris* f. *glutinosum* Gunnarss., 1914, l. c. : 219), а разновидность с очень обильным опушением как из простых, так и из железистых волосков — **Comarum palustre var. ambifaria (Gunnarss.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (= *Potentilla palustris* f. *ambifaria* Gunnarss., 1914, l. c. : 222). Какой-либо географической или экологической приуроченности двух последних разновидностей нам не удалось обнаружить.

b. **Comarum palustre subsp. angustifolium (Raf.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *C. angustifolium* Raf., 1836, l. c. : 56. — ? *C. digitatum* Raf., 1836, l. c. : 55.

Автор названия этого подвида приводит для него распространение в штате Орегон и Северо-Западной Америке, а лектотип его должен быть избран из гербария Rafinesque, если он сохранился. При первоописании для него указываются голые в большей своей части стебли, перистые листья, узкие, снизу бледные листочки, мелкие и обычно немногочисленные цветки, однако его наиболее выдержанным отличием от типового подвида являются прижато или прилегающе волосистые цветоножки. Остальные признаки менее выдержаны, но в совокупности хорошо характеризуют подвид. Это прижато или прилегающе волосистые, часто в значительной части голые стебли, как и листья снизу, а также их черешки, листочки в числе 5—7, обычно более мелкие, более узкие и более мелко зубчатые, в среднем более мелкие цветки с более короткими (обычно равными около трети длины чашечки) лепестками. Как и у типового подвида, у subsp. *angustifolium* в более южных районах опушение становится более обильным и часто заходит на верхнюю сторону листочков. Цветные железистые волоски также могут отсутствовать, но чаще имеются преимущественно на цветоножках, причем и там они обычно остаются оттопыренными.

На более сухих и более высокогорных местообитаниях листочки уменьшаются и становятся снизу беловатыми вследствие особого строения эпидермиса, а не из-за опушения, обычно очень слабого. Эта форма, имеющаяся и у близкого рода *Farinopsis*, может быть выделена в качестве особой разновидности **C. palustre subsp. angustifolium var. albidum Tzvel. var. nov.** (Plantae minores, 15—25 cm alta. Foliola 5, elliptica, 1.5—2.5 cm lg., supra glabra, subtus laxe pilosa et albida. — Typus: «Altaj, Ojrotia, steppa Czuensis, palus in ostio fl. Elongasch, 1 VIII 1937, A. Kalinina» — LE. — Растения более мелкие, 15—25 см выс. Листочки в числе 5, эллиптические, 1.5—2.5 см дл., сверху голые, снизу рыхло волосистые и беловатые. — Тип: «Алтай, Ойротия, Чуйская степь, болото в устье р. Елонгаш, 1 VIII 1937, А. Калинина» — LE). Образцы этой разновидности известны с Алтая, Саянских гор, гор Путорана и других. В местах перекрывания ареалов подвидов, например на Алтае, встречаются переходные между ними по опушению экземпляры.

Подвид subsp. *angustifolium* является амфитихоокеанским. Значительная часть его ареала находится в Северной Америке от арктической ее части (в том числе Гренландии) до штатов Калифорния и Иллинойс, откуда в Гербарии LE имеется большой гербарный материал. По-видимому, к нему же принадлежит и описанный одновременно также из Северной Америки, но без точного указания местонахождения таксон *C. digitatum* Raf. Для него приводятся пальчатые листья, которые в роде *Comarum* нам не приходилось видеть. С другой стороны Тихого океана subsp. *angustifolium* обычен по всему Дальнему Востоку от Чукотки до Северной

Монголии, Маньчжурии, Кореи и Японии. В Восточной Сибири ареалы подвидов немного перекрываются с образованием «переходов», вероятно, гибридного происхождения, хотя в Якутии значительно преобладает subsp. *angustifolium*, а типовой подвид заходит только в бассейне Вилюя. В Забайкалье также преобладает subsp. *angustifolium*. В Красноярском крае и Иркутской обл., напротив, преобладает уже типовой подвид, но нередки и популяции subsp. *angustifolium*, особенно в более северных районах и по берегам Байкала. В горах здесь нередка описанная выше разновидность var. *albidum*. На Алтае, включая его казахстанскую часть, встречается преимущественно типовой подвид, который становится обычным и единственным в Томской, Новосибирской и Курганской областях, а также на юге Тюменской обл. Но на севере Западной Сибири (севернее 65° с. ш.) встречается subsp. *angustifolium*, замещающийся в высокоарктических районах арктическим подвидом subsp. *arcticum*. Далее на запад в Восточной Европе subsp. *angustifolium* есть на ее крайнем северо-востоке: Полярный и Приполярный Урал, Югорский п-ов и восток Большеземельской тундры, что характерно для многих арктосибирских видов.

Очень интересным является присутствие изолированных участков ареала subsp. *angustifolium* в Европе, приуроченных, как правило, к горным районам: Альпы, Карпаты, Пиренеи, Рудные горы, но также к шведской и финской Лапландии («Lapponia Lul., Zwicky-ik, 1864, N 149», «Inari Lapland, Utsioki, 15 VII 1959, R. Alava»). В Гербарии LE имеется и единственный экземпляр этого подвида с Украинских Карпат: «Flora of Marmaros, an torfhaltigen Orten und Sumpfwiesen bei Huszt, V—VI, leg. L. Wagner».

с. **Comarum palustre subsp. arcticum (Gand.) Tzvel. comb. et stat. nov.** — *C. arcticum* Gand., 1909, Bull. Soc. Bot. Fr. 56 : 533. — *C. angustifolium* var. *parvifolium* Raf., 1840, Aut. Bot. : 170. — *Potentilla palustris* var. *parvifolia* (Raf.) Fern. et Long, 1914, Rhodora 16 : 10.

Этот подвид описан в ранге вида в заметке по флоре о-ва Колгуев, и потому, несмотря на указание его также для Исландии и Гренландии, мы считаем его лектотипом (Tzvelev, hoc loco — P) присланный в Парижский Гербарий экземпляр эксиккатов под номером 39, собранных российским ботаником Р. Поле на Колгуеве. В Гербарии LE имеются 6 листов сборов Поле с Колгуева и все они сходны друг с другом, имея небольшие общие размеры, немногие небольшие цветки и тесно сближенные, обратнояйцевидные или широкоовальные, довольно крупно зубчатые листочки, являющиеся основным отличительным признаком подвида. По характеру опушения цветоножек, листьев и стебля он сходен с subsp. *angustifolium*, но иногда встречаются образцы, переходные к типовому подвиду. Автор указывает для него еще лепестки, равные чашечке, может быть, принимая за лепестки чашелистики, а за них листочки подчашия, так как у subsp. *arcticum* лепестки обычно в 3 раза короче чашечки.

Subsp. *arcticum* распространен почти циркумполярно и более тесно связан с subsp. *angustifolium*, вероятно являясь его дериватом. Его ареал включает Американскую Арктику (но образцы Гербария LE из Гренландии мы относим к subsp. *angustifolium*, несмотря на их мелкие размеры), включая острова Берингова моря. Западнее имеется ряд образцов с Чукотки (о-в Айон, залив Св. Лаврентия, пос. Иультен, Уэлен, Ванкарем и др.), но в бассейнах Анадыря и Пенжины растет лишь subsp. *angustifolium*. Имеется один образец с о-ва Карагинский: «Сев.-зап. мыс, в долине реки, 27 VII 1926, В. Скобунов». Из Якутии арктический подвид известен близ устья рек Лены (включая Хараулахский хребет) и Оленька, а из Красноярского края на северном Таймыре и близ устья Енисея. В более южных районах Таймыра, в бассейнах Хатанги и Пясины встречается только subsp. *angustifolium*. Еще западнее арктический подвид есть на Ямале, в Гыдаиской и Карской тундрах, на Вайгаче (но из бухты Варнека имеется образец subsp. *angustifolium*), Новой Земле и Колгуеве. С севера Фенноскандии в Гербарии LE имеются образцы с п-ова Рыбачий и с крайнего севера Норвегии, а также не вполне типичный образец из северо-западной Финляндии («Sweidjonjarvi, 4 VIII 1972, H. Raivainen»).

Subsp. *arcticum* мог бы быть принят и нередко принимается за арктический «экотип» *C. palustre* s. l., с чем мы все же не согласны. Subsp. *angustifolium* часто проникает в Арктику (например, на Югорский п-ов и в Гренландию), сохраняя узкие листья с мелкими зубцами. Кроме того, для арктического подвида с о-ва Колгуева (Соколовская, Стрелкова, 1960 : 370), а, вероятно, и из Восточной Чукотки (р. Алярмагтын — Жукова, 1967 : 986) приводится наиболее высокое в роде хромосомное число — 2n = 60—62, тогда как оба других подвида имеют 2n = 42 (Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, 1993 : 278). Каким подвидам принадлежат определения хромосомного числа 2n = 28 из Приобья и 2n = 36 из Западной Чукотки (цит. соч. 1993 : 278) мы не смогли точно установить, но более вероятна принадлежность их к subsp. *angustifolium*.

Что касается возможной истории рода, то можно предположить параллельное и независимое формирование в неогене 2 основных подвидов *C. palustre* s. l. : типового в горах Европы, а subsp. *angustifolium* в горах Северной Америки и Северо-Восточной Азии («Ангариды»). Во время плейстоценовых оледенений типовой подвид отступал на юг, а с востока после каждого из оледенений вместе с сибирской тайгой продвигался на запад subsp. *angustifolium*, который был более холодостоек и смог заселить освободившиеся от типового подвида горы Европы. Позднее приуроченная к более континентальному климату и потому к более богатым почвам сибирская тайга с subsp. *angustifolium* в результате прогрессирующего обеднения (оподзоливания) почв стала уступать место европейской тайге с *Picea abies*, и subsp. *angustifolium* сохранился только в северных и горных районах Европы. По-видимому, более «активный» типовой подвид через Южный Урал, Казахский мелкосопочник и Алтай смог дойти до Прибайкалья. Арктический подвид, вероятно, сформировался во время оледенений из наиболее северных популяций subsp. *angustifolium*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гладкова В. Н. Род *Comarum* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. 9. Ч. 2. С. 134—137.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Крайнего Северо-Востока СССР. II // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 983—987.

Камелин Р. В. Род *Comarum* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 393—394.

Кобелева Т. П. Сем. *Rosaceae* // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 3. С. 104—150.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 369—381.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. *Moraceae—Zygophyllaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 1993. 430 с.

Юзепчук С. В. Род *Comarum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 73—78.

Fernald V. L., Long B. The American variations of *Potentilla palustris* // Rhodora, 1914. Vol. 16. P. 5—11.

Gandoger M. La Flore de Isle Kolgujev (Russie arctique) // Bull. Soc. Bot. Fr. 1909. T. 56. P. 533—534.

Gunnarsson J. G. Harighetens variationer hos *Potentilla palustris* (L.) Scop. // Bot. Not. (Lund). 1914. Vol. 1914. N 5. P. 217—224.

Rafinesque C. S. Flora Telluriana. Part 2. Philadelphia, 1836. 112 p.

Rafinesque C. S. Auticon Botanikon. Philadelphia, 1840. 200 p.

SUMMARY

A circumboreal genus *Comarum* L., according the present paper, includes the one species *C. palustre* L. with 3 subspecies: mainly European and West-Asiatic *C. palustre* subsp. *palustre*, mainly North-American and East-Asiatic *C. palustre* subsp. *angustifolium* (Raf.) Tzvel. and Arctic *C. palustre* subsp. *arcticum* (Gand.) Tzvel. Brief characteristics of these taxa and their geographical ranges are cited.

УДК 582.893 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© N. Mohanan,[1] M. G. Pimenov[2]

SIVADASANIA, A NEW GENUS OF *APIACEAE* FROM PENINSULAR INDIA

Н. МОХАНАН, М. Г. ПИМЕНОВ. *SIVADASANIA* — НОВЫЙ РОД *APIACEAE* ИЗ ЮЖНОЙ ИНДИИ

[1] Tropical Botanic Garden and Research Institute, Pacha—Palode
Thiruvananthapuram — 695 562, Kerala, India
E-mail: nmohanan59@rediffmail.com
[2] Botanical Garden, Moscow State University
119899 Moscow, Russia
E-mail: mgpimenov@mail.ru

Received 29.12.2006

A new monotypic genus *Sivadasania* Mohanan et Pimenov (*Umbelliferae—Apioideae*) from Southern India is described, being based on *Peucedanum josephianum* Wadhwa et Chowdhery. The description of the species under *Peucedanum* was evidently uncorrect, as it has the fruit structure quite different from carpological peculiarities of the genus. Among other apioid Umbelliferae of Peninsular India there are no taxa closely related to the species under analysis. New and more detailed carpological analysis showed presumable affinity among Himalayan and even Chinese taxa of rather complicated Drude's Smyrnieae, and more precisely among *Hymenidium* (or *Pleurospermum* s. l.) species. Accordingly the character combination the new genus is proposed with a new nomenclatural combination (*S. josephiana* (Wadhwa et Chowdhery) et Pimenov) to name the species. Detailed description and illustrations of the species based on recent collections are presented.

Key words: *Sivadasania*, *Apiaceae* (*Umbelliferae*), Peninsular India.

Peucedanum josephianum Wadhwa et Chowdhery (1990) was established based upon a collection made by J. Joseph (J. Joseph 44583 — BSD) from the western slopes of Agasthyamala Mts, Thiruvananthapuram (Trivandrum) District, Kerala State. Later P. K. Mukherjee and L. Constance (1993) in their treatment of *Umbelliferae* (*Apiaceae*) of India commented that inclusion of this taxon in the genus *Peucedanum* is doubtful, at the fruit described by Wadhwa and Chowdhery was too immature to permit satisfactory generic assignment. They also remarked that because of numerous similarities in vegetative and floral characters, it might represent *Karnataka benthamii* (C. B. Clarke) Mukherjee et Constance (1986), despite the discrepancy in flower colour. The earlier workers' studies were based on the single immature specimen mentioned above.

During the floristic study of Agasthyamala Mts. on the Western Ghats, te first author could find *Peucedanum josephianum* from the type locality — the «western slopes of Agastyamalai, Trivandrum district, Kerala». Both glowering and fruiting specimens were collected. Critical study of the mature fruit revealed that this taxon could not be included under the genus *Peucedanum* owing to its clearly subterete or slightly laterally compressed nature of fruits, a character which is contradictory to strongly dorsally compressed fruits in the species of *Peucedanum*. The first author showed the fruits to Dr. Mukherjee who opined that the plant is different from the genus *Karnataka* in having seeds grooved on commissure face against planoconvex endosperm commissure face in *Karnataka*, winged ribs against unwinged ribs, and vittae uniformly solitary at valleculas against vittae 1—2 per valleculain *Karnataka*. He also commented, «On seeing the mature fruits, I think this plant neither belong to *Peucedanum* not to *Karnataka* and requires a new generic status». The second author during his recent trip to the Tropical Botanic Gardens and Research Institute, Thiruvananthapuram studied the materials collected by the first author from Agastyamala and the observation made by Mukherjee and Constance were agreed upon and the novelty of the taxon was confirmed. Accordingly, the new genus *Sivadasania* is proposed and described here.

Sivadasania Mohanan et Pimenov, gen. nov.

Plantae herbaçeae, perennes, radicibus tuberiforme incrassatis, rapiformibus, caulibus solitariis, diffusis, internodiis basi abbreviatis, superne gradatim elongatis, foliis plerumque radicalibus et caulinis inferioribus, longepetiolatis, laminis bi-tripinnatisectis, ambitu ovatis, lobis terminalibus glabris, ambitu ovatis, vulgo 3-lobatis, crenato-dentatis, apice acutis vel breviter acuminatis. Umbellae terminales axillaresque, bracteis 2—5, minutis, linearibus vel lanceolatis, radiis 3—5, inaequilongis. Umbellulae bracteolis bracteis similibus, 6—12-florae, radiolis inaequalibus, floribus externis bisequalibus, internis staminatis, pedicellis abbreviates. Dentes calycini triangulati, subaequali, fructificatione persistenti. Petala flava, ambitu elongata vel ovata, integra, apice inflexa, non emarginata. Stylopodia conica, inferne vix constricta; styli dorso reflexi. Carpophorum apice bifidum. Mericarpia ambitu oblonga vel ovoidea, lateraliter vix compressa, jugis prominentibus, subaequalibus, teretibus, non-alatis, valleculis angustis. Commissura angusta. Mesocarpium e cellulis parenchymaticis. Vittae ad valleculas singulae, commissurales duae, jugales solitariae, simper manifeste. Endospermium ventre profunde emarginatum.

Typus generic: *Sivadasania josephiana* (Wadhwa et Chowdhery) Mohanan et Pimenov (*Peucedanum josephianum* Wadhwa et Chowdhery).

Affinitas: In protologo *Peucedanum josephianum* ad genus hoc erronee refertur est; species haec ab speciebus *Peucedani* s. l. fructibus dorsaliter non-compressis, jugis mericarpiorum aequalibus, carinatis, marginalibus non alatis, endospermiis ventre profunde emarginatis bene differt. Taxa affinia inter *Umbelliferarum* Indiae Paeninsularis desunt. Planta nostra speciebus nonnulis himalaicis *Hymenidii* Lindl. (*Pleurospermi* s. ampl.) similes est (dentes calycini evoluti, endospermium ventre emarginatum), sed distinguitur petalis flavis (non albis), radicibus tuberiformibus, jugis mericarpiorum carinatis.

Perennial herbs with tuberoid thickened roots; stems solitary, diffuse, with short internodes in basal part, elongate ones in upper part. Leaves mainly radical and lower cauline, with long petioles; leaf blades 2—3-pinnatisect, ovate in outline, leaflets glabrous, ovate, usually 3-lobed, crenate-dentate, acute or shortly acuminate at apex. Umbels terminal and lateral, bracts 2—5, small, linear to laneeolate, rays 3—5, unequal. Umbelets with bracteoles similar to bracts, with unequal pedicels, 6—12-flowered, peripheral flowers bisexual, inner ones staminate, with shortened pedicels. Calyx teeth triangular, almost equal, persistent to the ripening of the fruit. Petals yellow, elongate to ovate in outline, entire, bent inward at tip. Stylopods conical, slightly eonstricted near the base; styles reflexed. Carpophore bifid at tip. Mericarps oblong to ovoid in outline, slightly compressed laterally; rib prominent, subequal, keeled; furrows narrow. Commissure narrow. Mesocarp consisting of parenchymatous cells. Vittae solitary in valleculas, commissural 2. Rib secretory ducts solitary, always visible. Endosperm with deep groove at commissural side.

Affinity: In protologe *Peucedanum josephianum* was erroneously referred to *Peucedanum*; the species considerably differs from all species of *Peucedanum* s. l. in fruits, non compressed dorsally, having equal keeled ribs and not winged marginal ribs. There are no closely related taxa among *Umbelliferae* of Peninsular India. The species is resembling some Himalayan species of *Hymenidium* Lindl. (*Pleurospermum* Hoffm. s. ampl.) in developed calyx teeth and endosperm with groove at commissural side, but differs from them in yellow (not white) petals, tuberous roots, keeled mericarp ribs.

Etymology: The generic name is proposed after Dr. M. Sivadasan, Professor of Botany, University of Calicut, Kerala, India, in honour of his valuable contribution in the field of Indian plant taxonomy and floristics.

Species unica:

Sivadasania josephiana (Wadhwa et Chowdhery) Mohanan et Pimenov, comb. nov. ≡ *Peucedanum josephianum* Wadhwa et Chowdhery, 1990, Indian J. Forestry 13, 1 : 78—79. (Fig. 1)

Typus: India, Kerala, Thiruvananthapuram Distr., Western slopes of Agasthyamala, 1800 m, 6 October, 1973. J. Joseph 44583 (Holo — BSD).

Descriptio speciei emendata: Erect herbs, 20—40 cm high. Root tuberiform, ovoid to oblong. Stem slender, diffusely branched; internodes 1—8 cm long, lower ones shorter, upper ones elongate. Radical and lower cauline leaves with long slender petioles, 2—8 cm long, sheathing at base, upper leaves smaller with shorter petioles; lamina ovate in outline. 4—10 cm long, 3—8 cm wide, 2—3-pinnate; petiolules 0.1—1 cm long; leaflets 0.5—2.5 × 0.5—1.5 cm cm, ovate, usually 3-lobed, margins crenate-dentate and hyaline, acute to shortly acuminate at apex, attenuate at base, glabrous on both sides. Umbels terminal or lateral. Peduncles slender, 2—8 cm long. Bracts 2—5, 0.1—0.6 × 0.05—0.2 cm, linear to lanceolate. Rays 3—5, slender, unequal, 0.5—3 cm long. Bracteoles 3—6, 0.2—0.6 × 0.05—0.1 cm, linear to lanceolate, entire. Umbellets 6—12-flowered, 3—8 peripheral flowers bisexual, 3—6 inner ones staminate. Pedicels unequal, ca. 0.2—0.5 cm long in bisexual flowers, often shorter in staminate flowers. Calyx teeth 5, triangular, ca. 0.05 cm long, subequal, persistent in fruits. Petals yellow, entire, equal, 0.18—0.2 × 0.1—0.12 cm, elliptic to ovate in outline, slightly acute at apex, narrowed at base, inflexed; midrib prominent, raised on the inner side. Stamens 5, alternating with petals; filaments 0.2—0.25 cm long, stouter at base, narrowing towards tip, incurved; anthers ca. 0.08—0.1 cm long, 0.05—0.07 cm wide, dorsifixed, dehiscence by lateral slits. Ovary inferior, 0.08—0.1 × 0.06—0.08 cm, 2-celled; ovule 1 in each cell; stylopods conical, ca. 0.05—0.08 cm high, styles 2, thick, short, ca. 0.04—0.06 cm long, erect in flowers, slightly elongated and reflexed in fruits. Fruits elliptic-ovoid, slightly laterally compressed, 0.5—0.6 cm long, 0.25—0.3 cm wide. Carpophore apically bipartite. Mericarps (fig. 2) with prominent, almost equal, keeled in cross-section, not winged ribs. Commissure narrow. Mesocarp parenchymatous. Vittae solitary at each vallecula and 2 on commissure. Rib secretory ducts solitary, always visible. Endosperm with deep groove on commissural side, 0.3—0.4 cm long, 0.15—0.2 cm wide.

Phenology: The species has been collected with flowers and fruits during November—December.

Ecology: Plant grows among grasslands and on open rocks at altitudes 1500—1800 m.

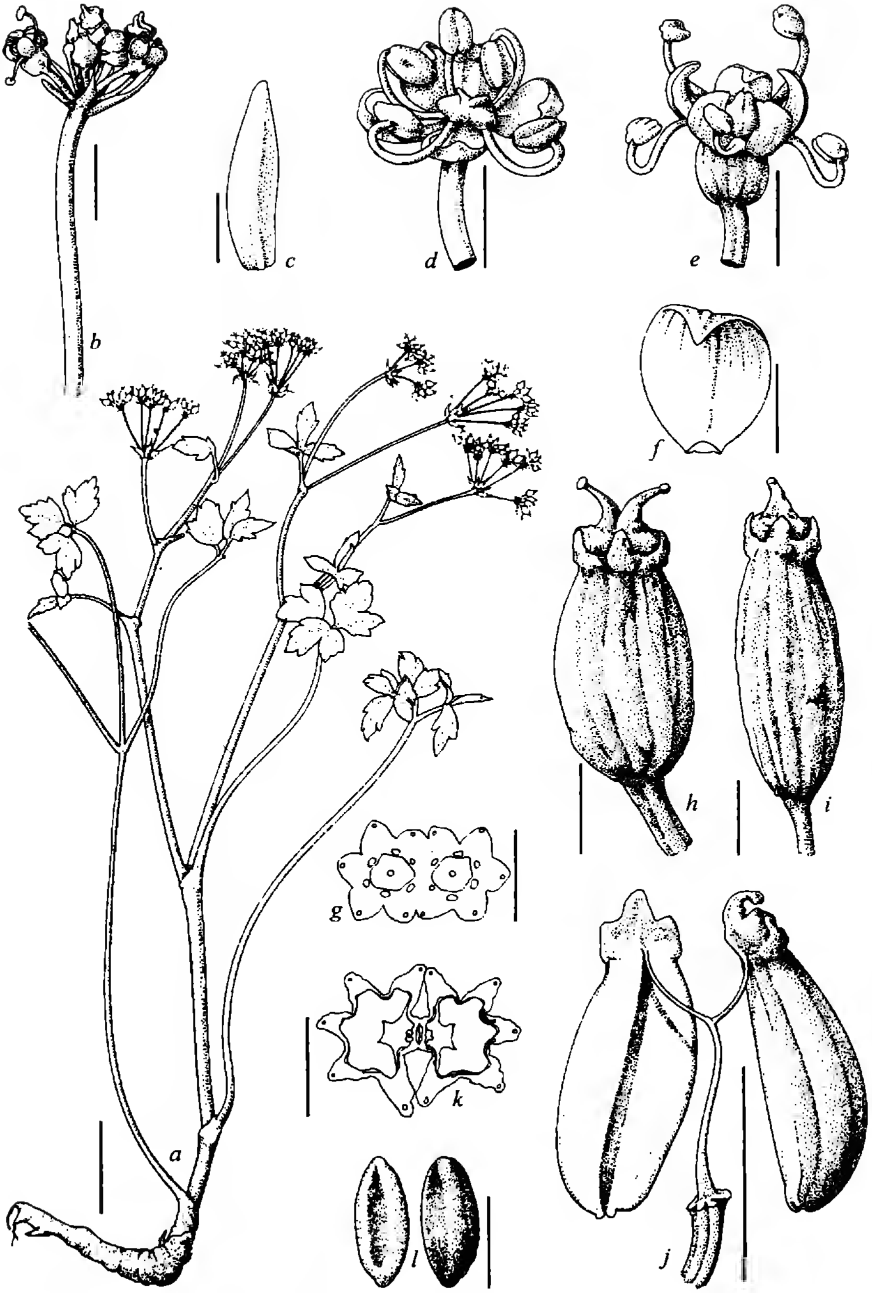


Fig. 1. *Sivadasania josephiana* (Wadhwa et Chowdhery) Mohanan et Pimenov.

a — Habit; *b* — Umbellet; *c* — Bracteole; *d* — Staminate flower; *e* — Bisexual flower; *f* — Petal; *g* — Ovary — cross-section; *h* — Fruit — lateral view; *i* — Fruit — dorsal view; *j* — Carpophore showing attachment of mericarps; *k* — Fruit — cross-section (schematic); *l* — Seeds (isolated), showing commissural and dorsal faces. Scale: *a* — 5 cm; *b*, *j* — 5 mm; *c*—*e*, *h*, *k*, *l* — 2 mm, *i* — 3 mm; *f*, *g* — 1 mm.

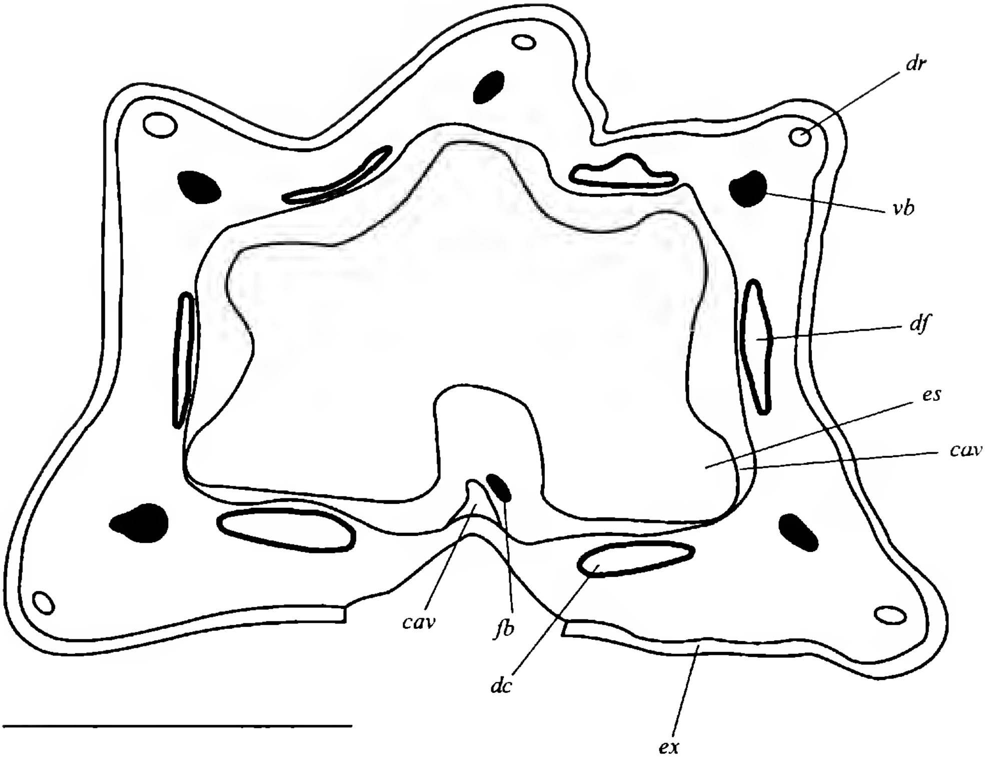


Fig. 2. *Sivadasania josephiana* (Wadhwa et Chowdhery) Mohanan et Pimenov, mericarp cross-section. *cav* — Cavitas; *dc* — Commissural vittae; *df* — Vallecular vittae; *dr* — Rib secretory duct; *es* — Endosperm; *ex* — Exocarp; *fb* — Funicular vascular bundle; *vb* — Rib vascular bundle. Scale: 1 mm.

Distribution: Hitherto known only from the type locality; not very common.

Additional specimens examined: India, Kerala State, Thiruvananthapuram District, Agasthyamala, 1600 m, 14 November 1991, Mohanan 10945 (TBGT, CAL, MW); Ibid., 1800 m, 6 December 1995, Mohanan 22967 (TBGT, CAL, MW).

Acknowledgements

The authors are thankful to the late Prof. Lincoln Constance, Jepson Herbarium, University of California and Dr. Prasanta K. Mukherjee, Department of Botany, University of Calcutta for initial confirmation of novelty of the taxon, as well as Mr. K. P. Pradeep Kumar, Artist, Tropical Botanic Garden and Research Institute, Thiruvananthapuram and Dr. Tatiana A. Ostroumova, Moscow University Botanical Garden for the excellent illustrations.

REFERENCES

Mukherjee P. K., Constance L. Two new genera of Indian *Umbelliferae* / *Apiaceae* // Brittonia. 1986. Vol. 38. N 2. P. 145—149.

Mukherjee P. K., Constance L. Umbelliferae (*Apiaceae*) of India. New Delhi et al., 1993. 279 p.

Wadhwa B. M., Choudhery H. J. A new species of *Peucedanum* L. (*Apiaceae*) from Southern India // Indian J. Forestry. 1990. Vol. 13. N 1. P. 78—79.

РЕЗЮМЕ

Из Южной Индии описан новый монотипный род *Sivadasania* Mohanan et Pimenov (*Umbelliferae—Apioideae*), основанный на виде *Peucedanum josephianum* Wadhwa et Chowdhery. Описание вида в родс *Peucedanum* было очевидно неверным, так как вид существенно отличается по строению плодов от карпологического типа этого рода. Среди других *Umbelliferae—Apioideae* Индостанского полуострова также нет таксонов, близко родственных *S. josephianum*. Более детальный карпологический анализ показывает возможное родство вида с гималайскими и даже китайскими таксонами довольно искусственной трибы *Smyrnieae* системы Друде и более определенно с некоторыми видами *Hymenidium* (или *Pleurospermum* s. l.). Основываясь на совокупности признаков, мы предлагаем выделить новый род и для наименования вида новую номенклатурную комбинацию — *S. josephiana* (Wadhwa et Chowdhery) Mohanan et Pimenov. Представлено детальное иллюстрированное описание, основанное на недавно собранном новом материале.

УДК 582.736 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© **А. К. Сытин,**[1] **А. П. Лактионов**[2]

ЗАМЕТКИ ОБ АСТРАГАЛАХ (*ASTRAGALUS*, *FABACEAE*) АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

A. K. SYTIN, A. P. LAKTIONOV. NOTES ON *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) FROM THE ASTRAKHAN REGION

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, Гербарий
E-mail: astragalus@mail.ru
[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10, Лаборатория фитоценологии
E-mail: alaktionov@list.ru
Поступила 15.11.2006
Окончательный вариант получен 10.01.2007

Описаны 2 новых вида астрагала из Севериого Прикаспия: *Astragalus astrachanicus* Sytin et Laktionov (sect. *Dissitiflori* DC.) и *A. baerii* Sytin et Laktionov (sect. *Ammodendron* Bunge). Приводятся сведения об их экологии, географическом распространении и родстве, а также о нахождении *A. pallescens* M. Bieb. (sect. *Dissitiflori* DC.) — нового вида для Астраханской обл.

Ключевые слова: новый таксон, *Astragalus*, секция *Dissitiflori*, секция *Ammodendron*, *Fabaceae*, Астраханская обл., палеогеография, Прикаспийская низмениость.

Изучение флоры Прикаспийской низменности последних лет дает интересные результаты. Они позволили уточнить состав флоры дополнить ее новыми для науки видами. Таковым является *A. pallescens* M. Bieb. — новый вид для флоры Астраханской обл. Это растение встречается в южных пустынных степях Северного Причерноморья от южных склонов Приволжской возвышенности до Мугоджар, на известняках, мелах и глинах, по склонам оврагов, балок, долинам небольших речек. В Астраханской обл. он обнаружен на бэровских буграх в восточной части дельты Волги: 1) Красноярский р-н, в 6 км к западу от пос. Байбек, на вершине бэровского бугра, 2 V 2006, А. П. Лактионов, Ю. Е. Алексеев (LE); 2) там же, в 4.5 км к западу от пос. Байбек, на северном склоне бэровского бугра, 2 V 2006, А. П. Лактионов, Ю. Е. Алексеев (LE). Это местонахождение значительно удалено от основного ареала.

В результате таксономической ревизии мы пришли к выводу, что весьма обычный в Астраханской обл. астрагал, прежде определяемый как *A. varius* S. G. Gmelin, хорошо отличается от этого вида, который мы описали как *A. astrachanicus* (рис. 1).

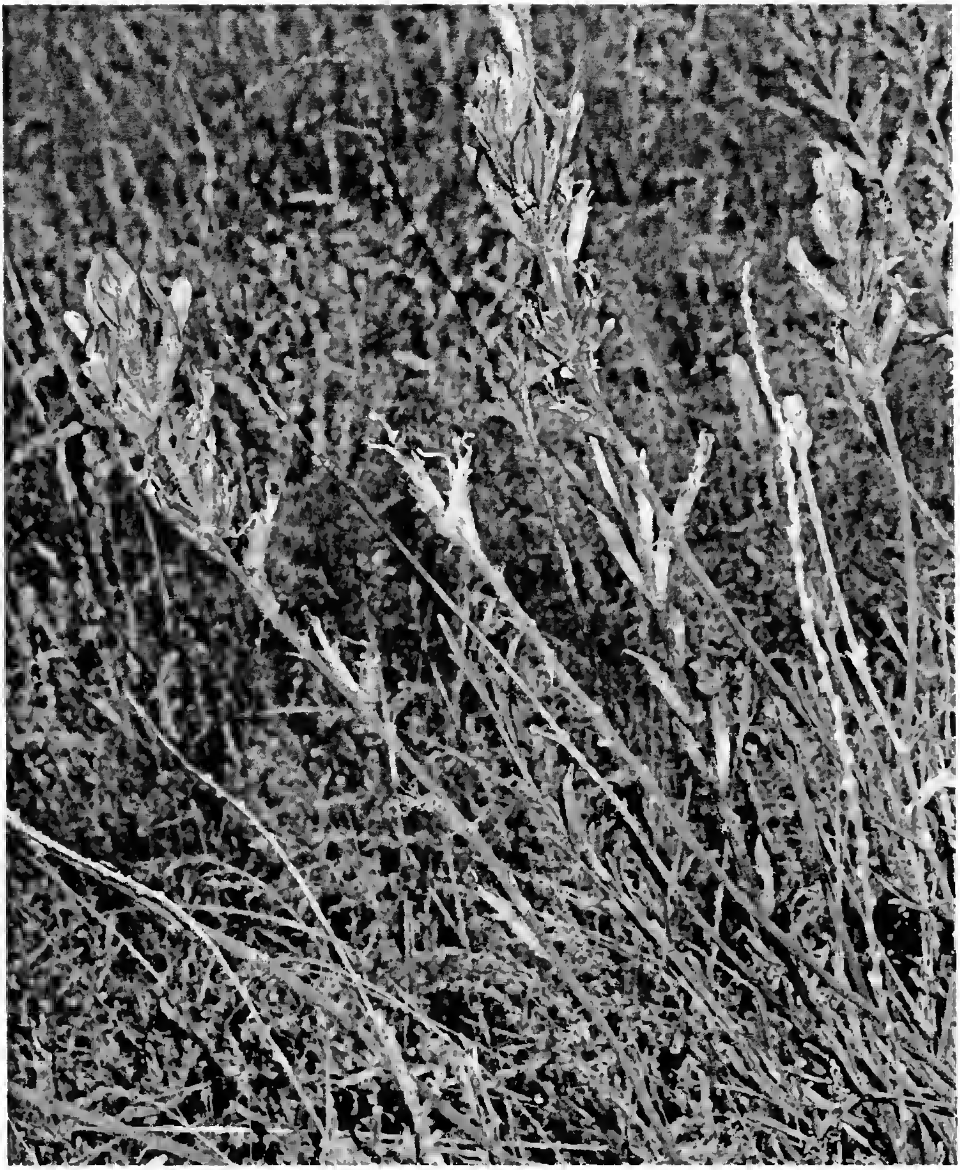


Рис. 1. *Astragalus astrachanicus* Sytin et Laktionov.

Astragalus astrachanicus Sytin et Laktionov sp. nov.

Frutex. Caules 100—120 cm alti, basi 0.9—1 cm crassi, cortice prope basin brunnestente, supra basin levi, atro-cerasino. Rami hornotini, griseo-virides, 20—30 cm alti. Stipulae basi tantum connatae, dense pubescentes. Folia petiolata, 5—8 cm longa, petioles 1.0—1.2 cm longis; foliola 3—4-juga, anguste linearia, (10) 20—40 mm lg., (0.3) 1—1.5 mm lata. Pedunculus 3—3.5 cm longus. Inflorescentia 14 cm longa, (5) 15—20-flora, axe pilis adpressus pubescente, racemo qui tempore florendi non fir longior. Bractea 1—1.5 mm longae, pilis albis squarroso-pubescentes. Calyx 11—12 mm

longus, tubulosus, purpureus, pilis nigris et albis sparse pubescens, dentibus anguste triangularibus, 0.5—1.0 mm longis. Vexillum laete roseum, 16—19 mm lg., alae pallide rosea; 13—17 mm longae. Legumina linearia, (18) 19—20(23) mm longa, pilis squarrosis, albis, rostrum subulatum, 3—5 mm longum.

Typus: prov. Astrachanica, distr. Charabalinsk, prope stationem via ferratae Dosang, arenis grumosis mobilibus, 25 V 2006, A. Sytin, A. Laktionov (LE; isotypus — MHA, M).

Affinitas. Differt ab *A. vario* S. G. Gmelin biomorpha fructis 50—120 cm alti (non suffruticuli 25—50 cm alti), foliis petiolatis (non sessilibus), foliolis 3—4-jugis (non 7—9-jugis), dentibus anguste triangularibus, 0.5—1.0 mm longis (non subulatis, 2.5—3 mm longis), vexillis 16—19 mm longis (поп 19—21 mm longis), leguminibus linearibus longioribus, 19—20 cm longis (non laceolatis 15—17 mm longis).

Кустарники. Стебли 100—120 см выс., 0.9—1 см в диам. у основания, покрытые у основания бурой, в средней части стебля гладкой темно-вишневой корой, однолетние побеги серовато-зеленые, 20—30 см дл., прилистники, сросшиеся лишь при основании, густоопушенные; листья черешковые, 5—8 см дл., черешок 10—12 см дл., листочки линейные (10)20—40 мм дл., (0.3)1—1.5 мм шир., в числе 3—4 пар; цветонос 3—3.5 см дл., соцветие 14 см дл., ось соцветия опушена прижатыми волосками, кисти по мере цветения не удлиняются, несет около (5)15—25 цветков, в узлах не скученные, прицветники 1—1.5 мм дл., оттопыренно опушенные белыми волосками; чашечка 11—12 мм дл., трубчатая, пурпурная, опушена черными и белыми волосками, зубцы узкотреугольные, 0.5—1.0 мм дл., венчик 16—19(20) мм дл., флаг ярко-розовый, 16—19 мм дл., крылья бледно-розовые, 13—17 мм дл.; бобы линейные, опушенные белыми волосками, (18)19—20(23) мм дл., носик шиловидный, 3—5 мм дл.

Тип. Астраханская обл., Харабалинский р-н, близ ж.-д. станции Досанг, бугристые, развеваемые пески, 25 V 2006, А. К. Сытин, А. П. Лактионов (LE; isotypus — MHA, M). Родство. Близок к *A. varius* S. G. Gmelin, от которого отличается особенностями жизненной формы: кустарника 50—120 см выс. (а не полукустарничка 25—50 см выс.), листьями на черешках (а не сидячими), числом листочков (3—4 пары, а не 7—9 пар), зубцами чашечки — узкотреугольными, 0.5—1.0 м дл. (а не шиловидными, 2.5—3 мм дл.), флагом 16—19 мм дл. (а не 19—21 мм дл.), более длинными бобами 19—20 мм дл. (а не 15—17 мм дл.).

Паратипы (paratypi): **Астраханская обл.:** г. Нариманов, бугристые пески к северу от пос. на выс. 17 м ниже ур. м.; N 46°40′331; EO 47°51′449; 7 IX 2006, А. К. Сытин (LE); г. Астрахань. степной участок в 69-м кв., недалеко от бывш. р. Савалы, 17 VII 1938, А. Семенова (LE); выбитое пастбище на Астраханке против Мертеновского кордона, 17 VII 1938, А. Семенова (LE); Букеевская орда, 1860, К. Пупырев (LE); Астрахань, 6 VIII 1898, Е. Исполатов (LE); **Калмыкия:** Калмыцкие степи, 1885, Краснов (LE); Элиста, 1885, Краснов (LE); в 3 км к западу от пос. Уна (Желанный) на трассе Астрахань—Элиста, бугристые невысокие пески, 27 V 1972, № 3554, И. Н. Сафронова, И. Ю. Сумерина (LE).

A. astrachanicus — псаммофильный вид северных полупустынь Прикаспийской низменности, где он встречается на полузакрепленных и развеваемых песках в сообществе псаммофитов *Tragopogon ruthenicus* Bess. ex Krasch. et S. Nikit., *Astragalus longipetalus* Chater, *Syrenia siliculosa* (Bieb.) Andrz., *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *Onosma setosa* Ledeb., *Artemisia arenaria* DC., *Helichrysum nogaicum* Tzvel., *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. В отличие от *A. varius* S. G. Gmelin, полукустарничка, характерного для песчаных степей, *A. astrachanicus* — настоящий кустарник, сформировавшийся на подвижных песках и образующий мощные,

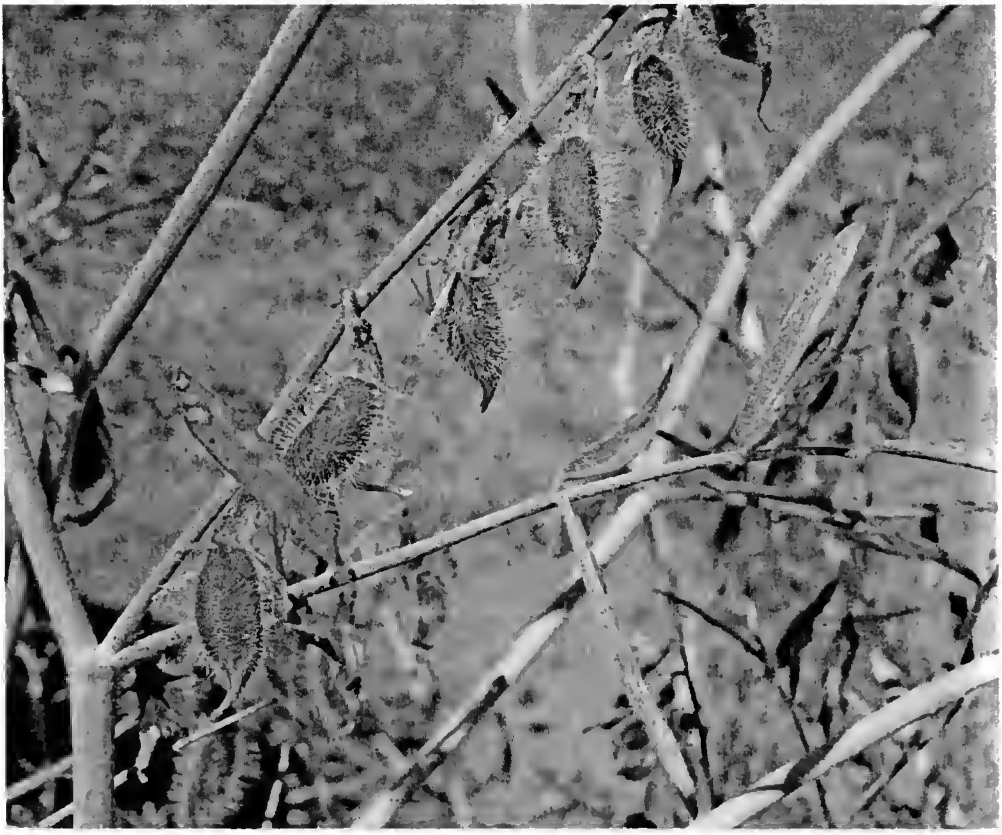


Рис. 2. *Astragalus baerii* Sytin et Laktionov.

одревесневающие, подземно ветвящиеся многолетние оси, потенциально способные к возобновлению при помощи корневых отпрысков.

Второй из описанных в этой статье видов относится к секции *Ammodendron* Bunge (рис. 2). Обнаруженный в 1981 г. Г. Е. Сафоновым, он является очень редким. Повторная находка этого астрагала авторами статьи в 2006 г. и сравнение с другими видами секции подтвердили таксономическую самостоятельность этого вида.

Astragalus baerii Sytin et Laktionov sp. nov.

Frutex ramosus, humilis, 60—70 cm altus. Caules basi 2—2 cm crassi, cortice cinereo. Rami juveniles tomentosi, 20—25 cm alti. Stipulae membranaceae, basi tantum connatae, 2—2.5 mm longae; petioli 1.0—1.5 mm longi. Folia 3—6 cm longa, foliorum axes tempore frutificationis jam foliolis carent ac (sicut infloreacentiarum axes) in spinas molles mutantur, foliola 2-juga, anguste lanceolata, viridia, 30—40 mm longa, 2—2.5(3) mm lata, pilis albis appresse pilosa. Inflorescentiae axis subtilis, flexuosus, 8—9 cm longus, racemus lateralis, 10-florus, laxus, elongatus. Bracteae 2—3 mm longae, pedicelli 2—3 mm longi, pilis squarrosis nigris obtecti, curvati. Calyx cyathi — tubiformis 8—9 mm longus, nigris pilis dense pubescens, dentibus subulatolinearibus, 2—2.5 mm longis, corolla rosea, vexillum 13—14 mm longum. Legumina stipitata, stipites 4—5 mm longi, lanceolata, (18)19—20(23) mm lg., virescentis, pilis squarrosis albis, rostrum subulatum, 3—3 mm longum.

Typus: Prov. Astrachanica, Volodarskij distr., Zelenga, tumulus Marinus (vulgo «Morskoj» dictus), in arena, 3 VI 2006, A. Sytin, A. Laktionov (LE; isotypus — MHA, M).

Affinitas. Differt ab *A. ammodendro* Bunge и *A. karakugensi* Bunge calyce nigri pilosus (non albi pilosus); ab *A. transcaspicus* Freyn vexillis 13—14 mm longis (nec non 15—17 mm longis); ab *A. igniarius* Popov, foliola 2-juga (non 3—4-juga), stipitis 4—5 mm longis (non 1—2 mm longis); ab *A. turcomanicus* Bunge foliolis — 30—40 mm longis (non 10—25 mm longis), racemo et pedunculi longae — 8—9 cm longis (non 3—5 cm longis), vexillum 13—14 mm longum (nec non 14—20 mm longum), leguminis 10—11 mm longis (nec non 6—8 mm longis).

Haec planta memoriae Caroli Baeri, zoology embryologi geographi Russi, Academiae Scientiarum Petropolitanae Socii, qui tumulos Baerianos qui dicuntur, prominentium circa Rha (Wolga) fluminis delta proprios, anno 1856 primum descripsit, dedicatur.

Приземистые ветвистые кустарники, 60—70 см выс., стебли при основании 2—3 см в диам., покрытые пепельно-серой корой, годичные побеги войлочно опушенные, 20—25 см дл., прилистники пленчатые, сросшиеся в верхней части побега и разделенные в нижней, 2—2.5 мм дл., черешки 1—1.5 см дл.; листья 3—6 см дл., их оси, теряя листочки ко времени плодоношения, превращаются в мягкие колючки (как и оси соцветия), листочки в числе 2—3 пар, узколанцетные, зеленые, прижато опушенные белыми волосками, 30—40 мм дл., 2—2.5 (3) мм шир., соцветия боковые, ось соцветия тонкая, извилистая, 8—9 см дл., кисть однобокая, 10-цветковая, рыхлая, растягивающаяся, прицветники 2—3 мм дл., цветоножки 2—3 мм дл., покрытые оттопыренными черными волосками, изогнутые, чашечка бокальчато-трубчатая, 8—9 мм дл., густо опушенная черными волосками, зубцы шиловидные, 2—2—5 мм дл., венчик розовый, флаг 13—14 мм дл., 3 мм шир.; бобы широко ланцетные, зеленоватые, зрелые — коричневые, оттопыреино опушенные белыми волосками, (8)10—11 мм дл., 4 мм шир., на ножке 3—4 мм дл., с крючковидным носиком 3 мм дл., семя черное, 2.5 мм дл.

Родство. От *A. ammodendron* Bunge и *A. karakugensis* Bunge отличается опушением чашечки черными волосками (а не белыми волосками); от *A. transcaspicus* Freyn — более коротким флагом — 13—14 мм дл. (а не 15—17 мм дл.); от *A. igniarius* Popov числом 2 пар листочков (а не 3—4 пар), более длинной ножкой боба 3—4 мм дл. (а не 1—2 мм дл.); от *A. turcomanicus* Bunge — длиной листочков — 30—40 мм дл. (а не 10—25 мм дл.), длиной соцветия с цветоносом — 8—9 см дл. (а не 3—5 см дл.), более коротким флагом 13—14 мм дл. (а не 14—20 мм дл.), размерами боба 10—11 мм дл. (а не 6—8 мм дл.).

Тип. Астраханская обл., Володарский р-н, Зеленга, на песке разбитого бэровского бугра «Морского», 25 V 2006, А. К. Сытин, А. П. Лактионов (LE; isotypus — MHA, M).

Паратипы (paratypi): Астраханская обл., Красноярский р-н, восточнее в 3 км от с. Байбек, высокобугристые заросшие пески, 28 V 1981, Г. Е. Сафоиов (LE); с. Малый Арал, 2 км к югу, высокобугристые заросшие и развеваемые пески, 30 V 1981, Г. Е. Сафонов (LE).

Назван в честь академика Карла Максимовича Бэра (Karl Ernst von Baer; 1792—1876), зоолога, эмбриолога и географа, впервые описавшего в 1856 г. «бэровские бугры» — характерный элемент рельефа дельты Волги.

A. baerii встречен на глинисто-песчаной почве на вершине и северном склоне бэровского бугра вместе с *Tragopogon ruber* S. G. Gmel., *Tragopogon kasanstanicus*

S. Nikit., *Asparagus breslerianus* Schult. et Schult. fil., *Scorzonera pusilla* (Pall.) Nazarova, *Goldbachia pendula* Botsch., *Leptaleum filifoliumm* (Willd.) DC., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Neotorularia contortuplicsata* (Steph.) Hedge et J. Leonard.

Описанные нами астрагалы являются эндемичными видами Прикаспийской низменности.

A. astrachanicus — распространен весьма широко в бугристых песках северной полупустыни между устьями рек Кумы и Эмбы, а также в долине Волги. *A. baerii* — узколокальный эндемик восточной части дельты Волги, обитает на песках и глинах. Как показали наши наблюдения в типовом местообитании (бэровском бугре «Морском»), *A. baerii* встречается на глинистой плоской вершине. Однако там, где плотный чехол покрывающих бугор глин нарушен эрозией и обнажилась внутренняя прослойка песка, численность и размеры кустарников значительно преобладают. *A. baerii* здесь мощнее и обильнее: здесь насчитывается около 60 особей. Таким образом, по этой экологической избирательности *A. baerii* можно считать псаммофитом, по преимуществу.

A. astrachanicus относится к циклу видов родственных *A. varius* s. l., и обособление его от этого вида, к которому его относили прежде, существенно дополняет наши представления о структуре и хорологии данной агрегации. Как было указано ранее (Сытин, 1999а), *A. varius* — причерноморско-западноказахстанский вид, по долинам рек проникающий в лесостепную зону, встречающийся в остепненных борах, но наиболее активный, а иногда доминирующий вид псаммофитных степей и бугристых песков на весьма обширной территории от устья Дуная до среднего течения Иртыша. При этом нвстоящий *A. varius* отсутствует не только в Прикаспийских пустынях Дагестана, но и в степях Предкавказья, несмотря на наличие благоприятных для него условий. Ареал *A. astrachanicus* ограничен пределами Прикаспийской низменности. В отличие от *A. varius* — степного мезофита — он представлен растениями более ксерофитного облика. Габитус его сформирован континентальным и засушливым климатом Прикаспийской пустыни, где количество осадков в среднем составляет 100—150 мм и чрезвычайно высока инсоляция. Сухость воздуха в сочетании с засолением субстрата выработали у растений ряд адаптивных морфофизиологических приспособлений, свойственных и представителям *A. astrachanicus*. Это редукция числа листочков, утолщение кутикулы, увеличение ассимилирующей функции осевых органов побега — набор признаков, существенно отличающий новый вид от мезофитного *A. varius*. Сравнительно-морфологический анализ позволяет поставить задачу о филогенетическом соотношении этих 2 видов в свете проблемы о направленности соматической эволюции двудольных. Традиционные представления учения об эволюции жизненных форм рассматривают переход от древесных к травянистым формам как однонаправленный процесс. В качестве альтернативной гипотезы предполагается возможность вторичного одревеснения травянистых многолетников. Ригоризм сторонников противоположных тенденций побудил И. Г. Серебрякова рекомендовать непредвзятый подход к изучению морфогенеза конкретных таксономических групп в совокупности эколого-ценотических и ботанико-географических факторов (Серебряков, 1964 : 192). Противоречия в попытках интерпретации эволюционных стратегий растений пустыни, где в качестве примитивной формы фигурировали геоксильные кустарники, а производной — полукустарнички, рассмотрены А. П. Хохряковым (1975). Следуя классической модели эволюции жизненных форм, *A. astrachanicus* как кустарнику отводится роль анцестрального вида, тогда как полукустарничку *A. varius* — его деривата. Однако это предположение вступает в противоречие с палеогеографическими данными о молодости территории Прикаспийской низменности, осушение которой началось всего лишь около 15 тыс. лет назад вследствие регрессии Хвалынского моря, снижения его уровня и отступления береговой линии до границ современного Каспия. Палеоэкологические данные также свидетельствуют о молодости наземных экосистем и прогрессирующем остепнении биогеоценозов Прикаспия в течение голоцена (Киселева, 1982). Мало вероятно, что возраст *A. astrachanicus* насчитывает 10—11 тыс. лет, но этот срок достаточен для заселения довольно нестабильной по условиям низменности, несколько раз затопляемой голоценовыми новокаспийскими трансгрессиями, значительно уступавшими по масштабам хвалынской. Вероятно, очаг древнего разнообразия видов, впоследствии заселивших песчаные пустынные степи Северного Причерноморья, следует искать в западном Казахстане — территории геологически стабильной, исключительно разнообразной по условиям и сохраняющей своеобразных представителей кустарниковых астрагалов секции *Dissitiflori* до настоящего времени (Сытин, 1999б). Гипотетический предок обоих видов возможно был кустарником, а дивергенция их произошла в позднем плейстоцене, причем последующее расселение осуществлялось двумя путями: *A. varius* мигрировал на юг Восточной Европы в составе псаммофитной фракции, которая формировалась по краю обширной холодной песчаной пустыни, существовавшей в Западной Сибири в течение плейстоцена (Величко, Тимирева, 2005), тогда как более термофильный *A. astrachanicus* распространялся на запад вместе с туранскими видами *Eremosparton aphyllum* и обычными для Закаспийских, Тургайских и Семиреченских песков кустарниками *Tamarix ramosissima*, *Calligonum aphyllum*, характерным псаммофильным злаком *Leymus racemosus*. Эти растения представляют устойчивый комплекс песчано-полынных (*Artemisia arenaria*) сообществ Прикаспийских пустынь. К этой же пустынной миграционной фракции флоры относится и *A. baerii* — представитель секции *Ammodendron*, более 30 видов которой распространены в песках Средней Азии и Южного Казахстана. *A. baerii* наиболее близок к *A. turcomanicus* Bunge и *A. desertii* Popov, для которых характерно густое опушение чашечки черными волосками. К этой группе относятся и обитающие на западном побережье Каспийского моря *A. hircanus* и *A. igniarius* Popov, тогда как виды, близкие к *A. turcomanicus*, факультативные псаммофиты, приуроченные главным образом к глинистым почвам. По-видимому, кроме морфологического своеобразия виды, близкие к *A. turcomanicus*, роднит и приуроченность к глинистым породам, слагающим останцовые поверхности восточного Прикаспия.

Проникновение этих видов на западное побережье Каспийского моря осуществлялось по поверхности шельфа, осушавшегося во время обширных регрессий Каспийского бассейна, синхронных росту ледникового покрова в плейстоцене. Усыхание вод Каспия обнажало осадочные породы разного состава: пески и глины, рыхлые и сцементированные известняки и доломиты, наборы субстратов разной степени засоленности и влажности.

Весь спектр местообитаний предоставлял избирательный путь для мигрантов, связавший пустыни восточной части Прикаспийской низменности с Восточным Кавказом и обогативший песчаные массивы Терско-Кумской низменности растениями среднеазиатских пустынь. Благодаря незаселенному пространству шельфа инвазия на запад могла протекать стремительно, при этом особенно высокими темпами происходило расселение пустынных ксерофитов. Миграционные волны осуществлялись дважды: во время плейстоценовой енотаевской регрессии (19—20 тыс. лет назад) и позднее, во время голоценовой послехвалынской регрессии (10 тыс. лет назад), когда уровень Каспийского моря снижался до уровня –45 (енотаевская) –50 (позднехвалынская) (Рычагов, Леонтьев, 1982) и Апшеронский п-ов соединялся сушей с чинками Устюрта.

Благодарности

Авторы признательны А. И. Солопову (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, каф. классической филологии) за помощь в составлении латинского диагноза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Величко А. А., Тимирева С. Н. Западная Сибирь — великая позднеледниковая пустыня // Природа. 2005. № 5. С. 54—62.

Киселева Н. К. Эволюция биогеоценозов Прикаспия в голоцене. М., 1982. 121 с.

Рычагов Г. И., Леонтьев О. К. Морские бассейны, положение береговых линий Восточной Европы в плейстоцене и голоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М., 1982. С. 13—15.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и из изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М., 1964. С. 146—205.

Сытин А. К. К систематике *Astragalus brachylobus* и *Astragalus varius* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 12. С. 117—124.

Сытин А. К. Новый вид *Astragalus* из Западного Казахстана // Новости систематики высших растений. Т. 32. 1999б. С. 92—96.

Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975. 202 с.

SUMMARY

During the study of the flora of Caspian Coastal Lowland, new species of *Astragalus* were discovered, and are described here: *A. astrachanicus* Sytin et Laktionov (sect. *Dissitiflori* DC.) and *A. baerii* Sytin et Laktionov (sect. *Ammodendron* Bunge). The species *A. pallescens* M. Bieb. (sect. *Dissitiflori* DC.) has been found for the first time in the Astrkhan Region.

УДК 582.893

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *SEMENOVIA* (*UMBELLIFERAE*) ИЗ КИРГИЗИИ

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SEMENOVIA* (*UMBELLIFERAE*) FROM KIRGHIZIA

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, Лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071, Бишкек, пр. Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru
Поступила 19.12.2006

Описан новый вид *Semenovia alaica* Lazkov. Приводятся морфологическое описание вида и его отличия от близких видов.

Ключевые слова: *Umbelliferae*, *Semenovia*, новый вид, Киргизия.

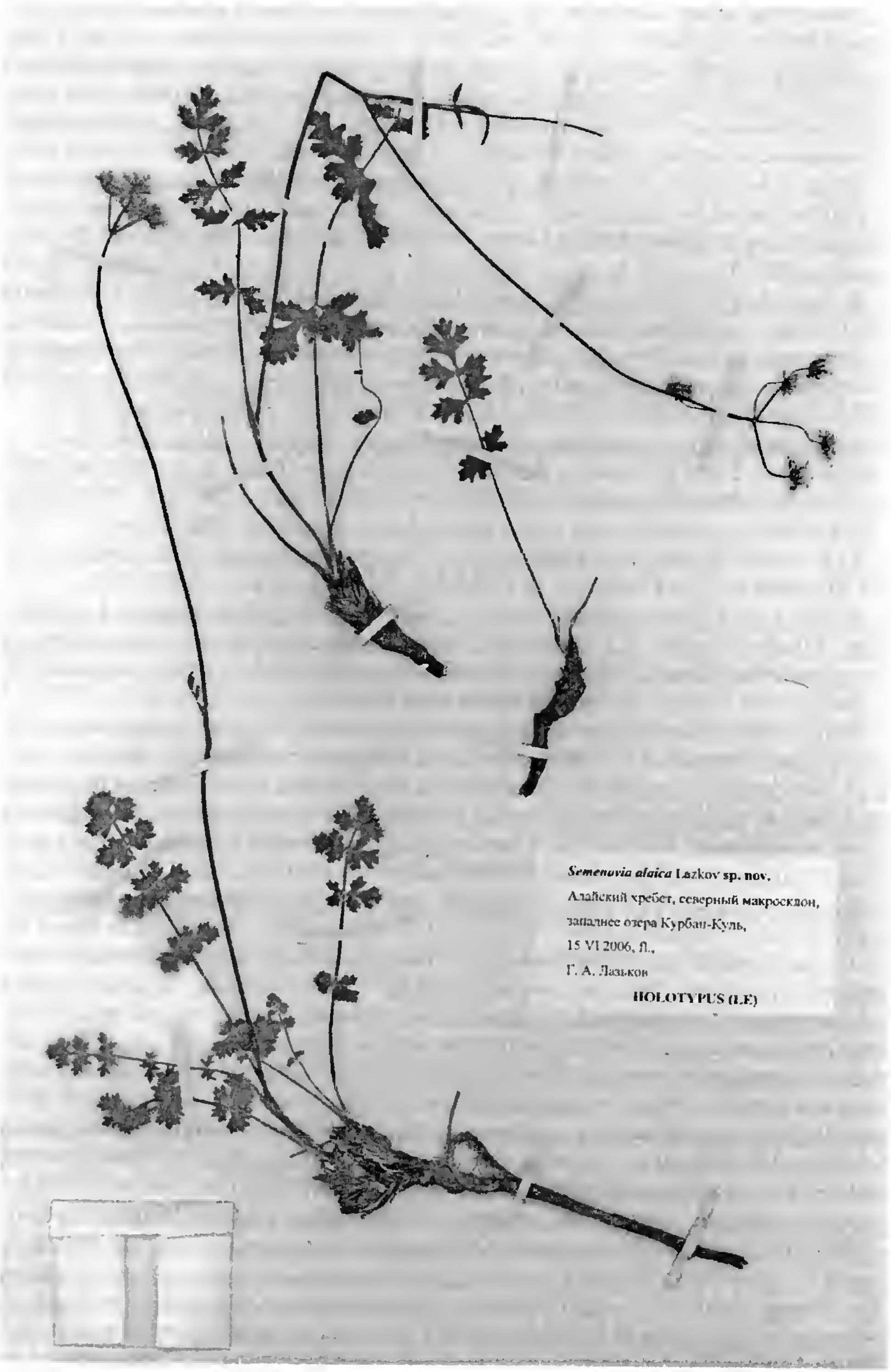
Во время экспедиции в июне 2006 г. по различным районам Киргизии проводился сбор растений на Алайском хр. в бассейне р. Шахимардан. В числе других растений были собраны несколько цветущих образцов вида из рода *Semenovia* Regel et Herd. Подобный материл отсутствовал в Гербарии Биолого-почвенного института НАН Кыргызстана и показался нам интересным. При вторичном посещении данного района в августе были собраны еще 2 образца этого же вида в плодах. При определении растений оказалось, что они относятся к новому для науки виду, который ниже описывается.

Semenovia alaica Lazkov sp. nov. — Planta perennis. Radix verticalis, cylindricus. Caudex brevis, oligoceps, residuis petiolorum foliorum emortuorum vestitus. Caulis 30—30 cm alt., tenuis, simplex vel a medio ramosus, vix sulcatus, dense pubescens. Folia glaucescentia, dense pubescentia. Folia radicalia petiolata; petioli 2—7 cm lg., basi in vaginam membranaceam dilatati; laminae 5—12 cm lg., 1.8—3.0 cm lat., ambitu elongatae, pinnatisectae, segmentibus 4—5 sessilibus, dissitis, ovatis vel rotundato-ovatis 0.9—2.2 cm lg., 0.6—1.8 cm lat., ternatis vel pinnatisectis, lobis dissitis, margine acutidentatis. Folia superiora laminis minutis, pinnatisectis, lobis lanceolatis, ad vaginam elongate-lanceolatum, margine albomarginatum sessilia. Umbellae ad 6 cm in diam., 3—5-radiatae; radiis 1.0—2.5 cm lg., vix inaequilongis, dense pubescentibus. Involucri phylla 3—5, lanceolata, 3—5 cm lg., vix inaequilonga, herbacea, albomarginata. Umbellulae 11—13-florae; involucelli phyta 5—6 lanceolata, herbacea. albomarginata, 3.5—5.0 mm lg.; pedunculi 2.5—3.5 mm lg., pubescentes. Calyx dentibus brevibus vix inaequilongis. Petala flavescentes, extus interdum rubescentes, pubescens, inaequilonga; interiora 1.5—2.0 mm lg., obovata, emarginata; exteriora ad 4 mm lg., cordata, ad medium dissecta lobis elongatic apice rotundatis, vittae prominentes solitaris. Stylopodium late conicum. Stylus ca. 2 mm lg. Ovarium dense pubescens. Fructus 6 mm lg., 3.5 mm lat., ellipticis, breviter pubescentes juga dorsalia filiformia, marginalia anguste alata. Vittae valleculares solitariae, commisurales 2, sub fructus basin accedentes (vide figure).

Typus: «[Kirghisia] Jugum Alaicum declivum generale boreale ad occidentum ab lacum Kurban-Kul, 15 VI 2006, fl., G. A. Lazkov» (LE, isotypi — MW, FRU).

Affinitas. A *S. heterodonta* (Korov.) Manden. segmentibus foliorum lateralibus magis, minus dissectis, a *S. bucharica* (Schischk) Manden. petalis inaequialibus, a *S. pimpinelloides* (Nevsky) Manden. foliis glaucescentibus (non viridibus), segmentis lobis dissitis, non integris vel lobis incumbentibus differt.

Многолетник. Корень стержневой, цилиндрический. Каудекс укороченный, немногоглавый, покрытый остатками черешков отмерших прикорневых листьев. Стебли 30—40 см выс., простые или от середины ветвящиеся, тонкие, слегка бороздчатые, довольно густо опушенные. Листья сизоватые, густо опушенные. Прикорневые листья на черешках 2—7 см дл., в основании расширенных в перепончатое влагалище; с продолговатой в очертании пластинкой 5—12 см дл., 1.8—3.0 см шир., перисторассеченные, с 4—5 парами сидячих, расставленных, яйцевидных или округло-яйцевидных сегментов 0.9—2.2 см дл., 0.6—1.8 см шир., тройчато или почти перисто надрезанных или рассеченных на более или менее расставленные, по краю острозубчатые доли. Верхние стеблевые листья с маленькой, перисторассеченной на ланцетные доли пластинкой, сидящей на удлиненно-ланцетном, по краю белопленчатом, влагалище. Зонтики до 6 см в диам., 3—5-лучевые; лучи 1.0—2.5 см дл., немного неравные, густо опушенные. Обертка из 3—5-ланцетных, 3—5 мм дл., слегка неравных, травянистых, по краю белопленчатых листочков. Зонтички 11—13-цветковые, с оберточкой из 5—6 ланцетных, травянистых, по краю белопленчатых листочков 3.5—5.0 мм дл.; цветоножки 2.5—3.5 мм дл., опушенные. Чашечка с короткими, слегка неравными зубцами. Лепестки желтоватые, снаружи иногда красноватоокрашенные, опушенные, неодинаковые; внутренние 1.5—2.0 мм дл., обратнояйцевидные, выемчатые; наружные до 4 мм дл., сердцевидные, до середины рассечены на продолговатые, на верхушке округлые доли, с одним хорошо заметным секреторным канальцем. Подстолбия ширококонические. Стилодии около 2 мм дл. Завязь густоопушенная. Плоды 6 мм дл., 3.5 мм шир., эллиптические, коротко опушенные. Спинные ребра нитевидные, краевые узкокрыловидные. Секреторные канальцы в ложбинках плода одиночные, комиссуральные в стороны в числе 2, доходят почти до основания плода (см. рисунок).



Semenovia alaica Lazkov **sp. nov.**

Алайский хребет, северный макросклон,

западнее озера Курбан-Куль,

15 VI 2006, fl.,

Г. А. Лазьков

HOLOTYPUS (LE)

Типовой образец *Semenovia alaica* Lazkov.

Тип: «[Киргизия] Алайский хр., северный макросклон, западнее озера Курбан-Куль, 15 VI 2006, fl., Г. А. Лазьков» (LE, isotypi — MW, FRU).

Паратипы: «Алайский хр., северный макросклон, ущелье Кичик, за с. Шахимардан, 15 VIII 2006, fr., Г. А. Лазьков; там же, ущелье реки Кок-Су (на восток от оз. Курбан-Куль), арчевник, 16 VIII 2006, fr., он же» (LE, FRU).

Родство. От *S. heterodonta* (Korov.) Manden. отличается более широкими, менее рассеченными боковыми сегментами листьев, от *S. bucharica* (Schischk.) Manden. — неодинаковыми лепестками, от *S. pimpinelloides* (Nevsky) Manden. — листьями сизоватыми, а не зелеными, рассеченными на более или менее расставленные доли, а не цельными или с налегающими долями сегментами листа.

Из видов данного родства для Туркестанского хр. (в пределах Киргизии) указывался только *S. heterodonta* (Korov.) Manden. (Никитина, 1959), но, по-видимому, только предположительно, так как никаких гербарных материалов, подтверждающих это указание, не существует. М. Г. Пименов и Е. В. Клюйков (2002) считают, что вид может быть найден в Киргизии на Туркестанском хребте. От *S. heterodonta* наши растения, кроме вышеприведенных морфологических признаков, отличаются и экологией. Вид *S. heterodonta* приурочен к высокогорным степям, микротермным арчевникам, колючетравникам и сообществам криофитов. Наш вид собран на каменистых местообитаниях среди высокоствольных арчевников в среднем и нижнем поясе гор. Ближайшие местонахождения других родственных нашему видов — *S. bucharica* (Schischk.) Manden. и *S. pimpinelloides* (Nevsky) Manden. — известны на Зеравшанском хребте (Пименов, 1983). На Алайском хребте виды данного родства не отмечались.

Благодарности

Автор благодарен А. Н. Сенникову за перевод описания нового вида на латинский язык.

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ), грант KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач» («Conservation and use of germoplazm of Kyrgyzstan's wild flora for management of genetic-selection and economical tasks»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Никитина Е. В. Род *Platytaenia* — Платитения // Флора Киргизской ССР. Фрунзе, 1969. Т. 8. С. 109—111.

Пименов М. Г. Род *Semenovia* Rgl. et Herd. — Семеновия // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 317—321.

Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии. М., 2002. 288 с.

SUMMARY

The new species *Semenovia alaica* Lazkov from Kyrgyzstan is described. Its morphological description and distinction from the other related species are given.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© Н. Б. Алексеева,[1] Л. Н. Миронова[2]

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*) В СИБИРИ И НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

N. B. ALEXEEVA, L. N. MIRONOVA. NOTES CRITICAL ABOUT SOME SPECIES OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*) IN SIBIRIA AND FAR EAST OF RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: a_nina@bk.ru
[2] Ботанический сад-институт, Дальневосточное отделение РАН
690036 Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: lumironova@yandex.ru
Поступила 16.02.2006

Исследованы близкородственные виды рода *Iris* — *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. mandshurica*, *I. vorobievii*, произрастающие в Сибири и на Дальнем Востоке; с помощью сканирующего электронного микроскопа получены данные о микроструктуре поверхности семенной кожуры. Рассмотрены вопросы номенклатуры видов, сделан вывод о самостоятельности этих видов.

Ключевые слова: *Iris bloudowii*, *I. humilis*, *I. mandshurica*, *I. vorobievii*, *Iridaceae*, номенклатура, конспект, ключ, Сибирь, Дальний Восток.

Все виды рода *Iris* L. (ирис) являются многолетниками с однолетними цветоносными и многолетними укороченными вегетативными побегами, образующими корневище, погруженное в почву или ползущее по поверхности. Из всех видов, произрастающих в России, исключение, по-видимому, составляет *I. vorobievii* N. S. Pavlova, у которого на вертикальном корневище существуют 2—3 почки возобновления, но после цветения они не развиваются и растение погибает. До настоящего времени не все ботаники признают его. Так, монограф рода *Iris* Г. И. Родионенко не согласен с точкой зрения Н. С. Павловой (Rodionenko, 2003, 2005, 2006). Остается ряд неясных вопросов в понимании родственных отношений с видами — *I. bloudowii* Ledeb., *I. humilis* Georgi, *I. mandshurica* Maxim.

Материалом для настоящего исследования послужили личные сборы и наблюдения в природе (Алтай, Забайкалье, Приморский край), а также коллекции, хранящиеся в Гербариях LE, MW, BM и Биолого-почвенного института во Владивостоке (VLA). Было предпринято исследование микроструктуры поверхности семенной кожуры этих видов.

I. humilis (рис. 1) был описан И. Георги (Georgi, 1775) из Прибайкалья и соответствует описанному из Забайкалья *I. flavissima* Pall., что впервые установил Е. Г. Бобров (1960). В. И. Грубов (1970 : 33), ссылаясь на «очень краткий и поверхностный» диагноз И. И. Георги и отсутствие типового экземпляра, принимает название *I. humilis* за «nomen dubium». Однако находка сборов Георги, представленных 2 экземплярами с автографом Георги на этикетках: «*Iris pumila* ad Baical, 1772» и изосинтипа *I. flavissima* (isosyntypus, MW, herb. Trinius n° 8281) в Гербарии Московского университета им. М. В. Ломоносова (MW) М. Н. Караваевым (1973), а также детальное изучение гербарного материала, литературы и личных наблюдений в природе Г. А. Пешковой (1975), позволил установить соответствие диагноза вида, данного Георги, только одному виду среднесибирских ирисов, для которого, как считает Г. А. Пешкова (1975 : 136), «название *I. humilis* могло бы быть принято даже при отсутствии типовых экземпляров». Исследование типов 2 рассматриваемых видов, находящихся в Гербарии BM, одним из авторов настоящей статьи (Алексеева) показало, что *I. flavissima* Pall. вполне соответствует ранее опи-

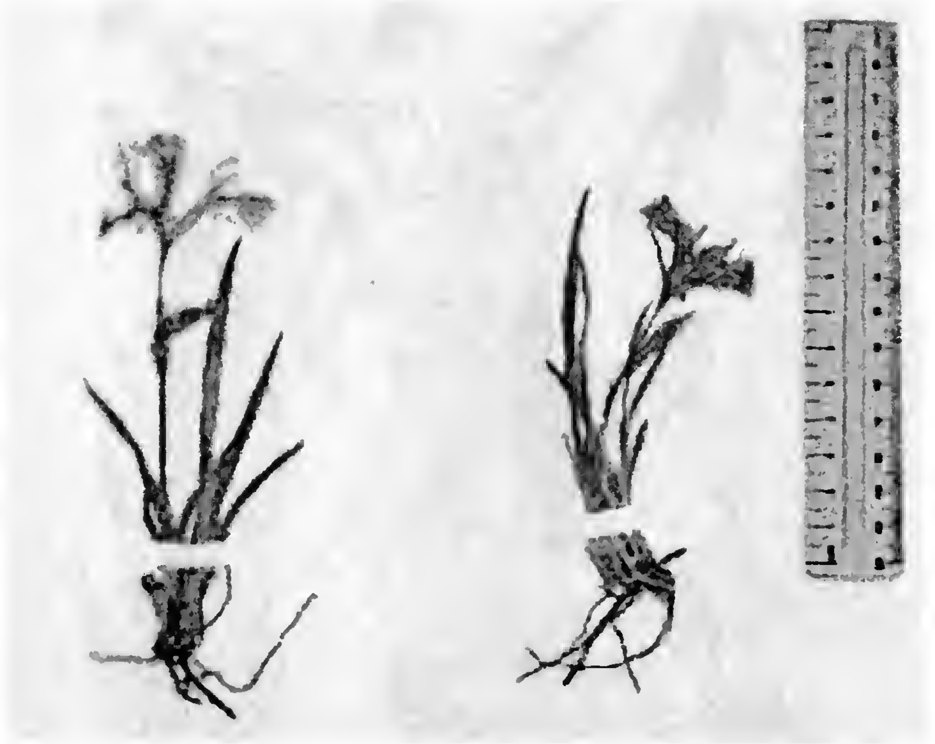


Рис. 1. Изолектотип *I. humilis* Georgi.

санному виду *I. humilis* Georgi. Наличие надписи «*Iris pumila*? ad Baicalem lecta» на типовом образце, сделанной рукой Георги, снимает сомнения В. И. Грубова (1977), который при ознакомлении с «типом» *I. humilis* в Гербарии Московского университета предположил, что местонахождение «ad Baical» обозначено не Георги, а К. Б. Триниусом. *I. flavissima* Pall. описан из Забайкалья: «in regionibus transbaikalensibus, praesertim circa Tschicoium, Udam et Ingodam». Lectotypus (Alexeeva, hoc loco): «*Iris* lutea biflorae affinis Dahuria» (BM!).

I. bloudowii (рис. 2) описан К. Ф. Ледебуром (Ledebour, 1830) с Алтая. Ряд авторов при обработке ирисов отнесли к *I. bloudowii* все широколистные и более рослые экземпляры *I. humilis*, в связи с чем ареал *I. bloudowii* считается более широким, чем в действительности. Указания К. А. Угринского (Ugrinsky, 1922), В. Л. Комарова и Е. Н. Клобуковой-Алисовой (1925), Б. А. Федченко (1935), Д. П. Воробьева и др. (1966), Л. П. Сергиевской (1972) и J. W. Waddick и Y. Zhao (1992) о распространении *I. bloudowii* на Дальнем Востоке и в Маньчжурии ошибочны и должны быть отнесены к позднее описанному виду *I. vorobievii*.

В 1880 г. К. И. Максимович (Maximowicz, 1880) описывает *I. mandshurica* (рис. 3) по образцам, собранным Гольденштадтом на р. Суйфуне (р. Раздольная) в районе Никольска. Этот вид по листьям и корневищу очень похож на *I. bloudowii*, по оберткам и цветкам — на *I. flavissima*. Позже Угринский (Угринский, 1911; Ugrinsky, 1922) и W. Dykes (1913), предложив свои номенклатурные комбинации для сложной группы *I. flavissima* (=*I. humilis*), справедливо отметили, что виды *I. bloudowii*, *I. flavissima* и *I. mandshurica* отличаются морфологически, своими

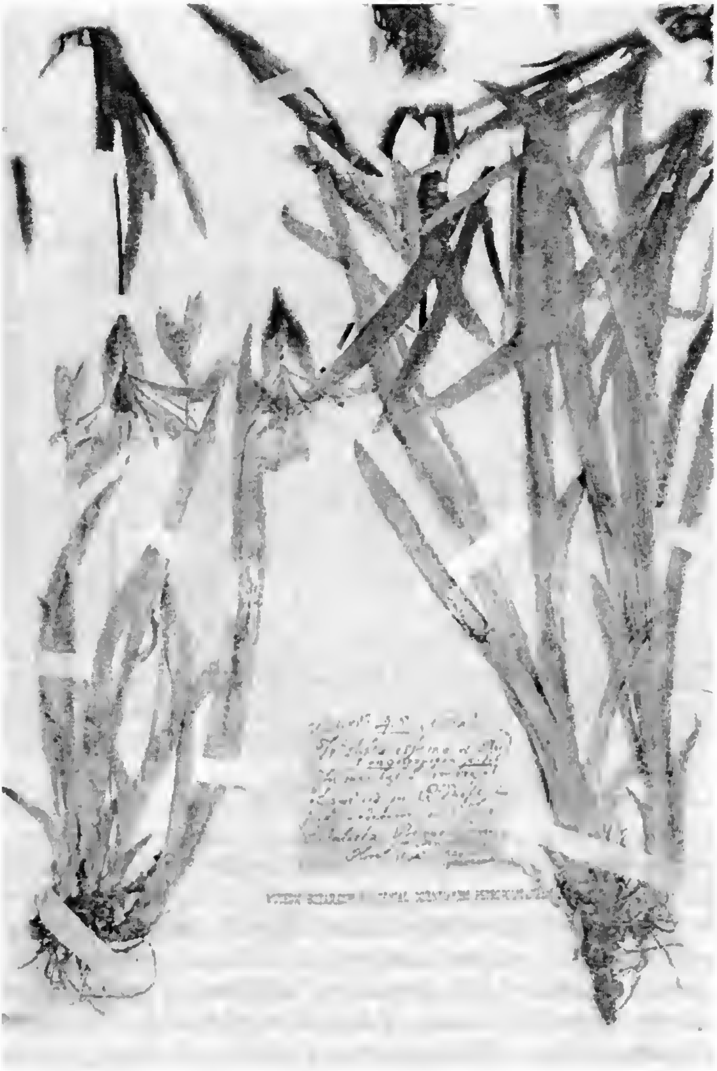


Рис. 2. Тип *I. bloudowii* Ledeb.

ареалами и условиями произрастания. Е. Г. Бобров (1960) предполагал, что желтоцветковый ирис в Приморском крае, определяемый как *I. flavissima*, представляет собой особую расу. Однако Г. И. Родионенко, посетивший Приморье в 1967 г., определяет сборы на р. Суйфуне как *I. flavissima* (см. отметки на экземплярах в гербарии VLA), а образцы из района пос. Краскино как *I. mandshurica* (Rodionenko, 2006). Н. С. Павлова (1987) считает, что *I. mandshurica* описан по образцам, относящимся к *I. flavissima* и отождествляет его с последним видом.

В 1987 г. Н. С. Павлова (1987) приходит к выводу, что в районе пос. Краскино Хасанского р-на Приморского края встречается особый вид и описывает его как *I. vorobievii* (рис. 4). Разными исследователями он принимался то за *I. bloudowii*, то за *I. mandshurica*. Действительно, в Гербарии Ботанического институт им. В. Л. Комарова (LE) есть экземпляры *I. vorobievii*, определенные В. Л. Комаровым как *I. bloudowii* (№ 2244), таким же образом их идентифицировали Б. А. Федченко

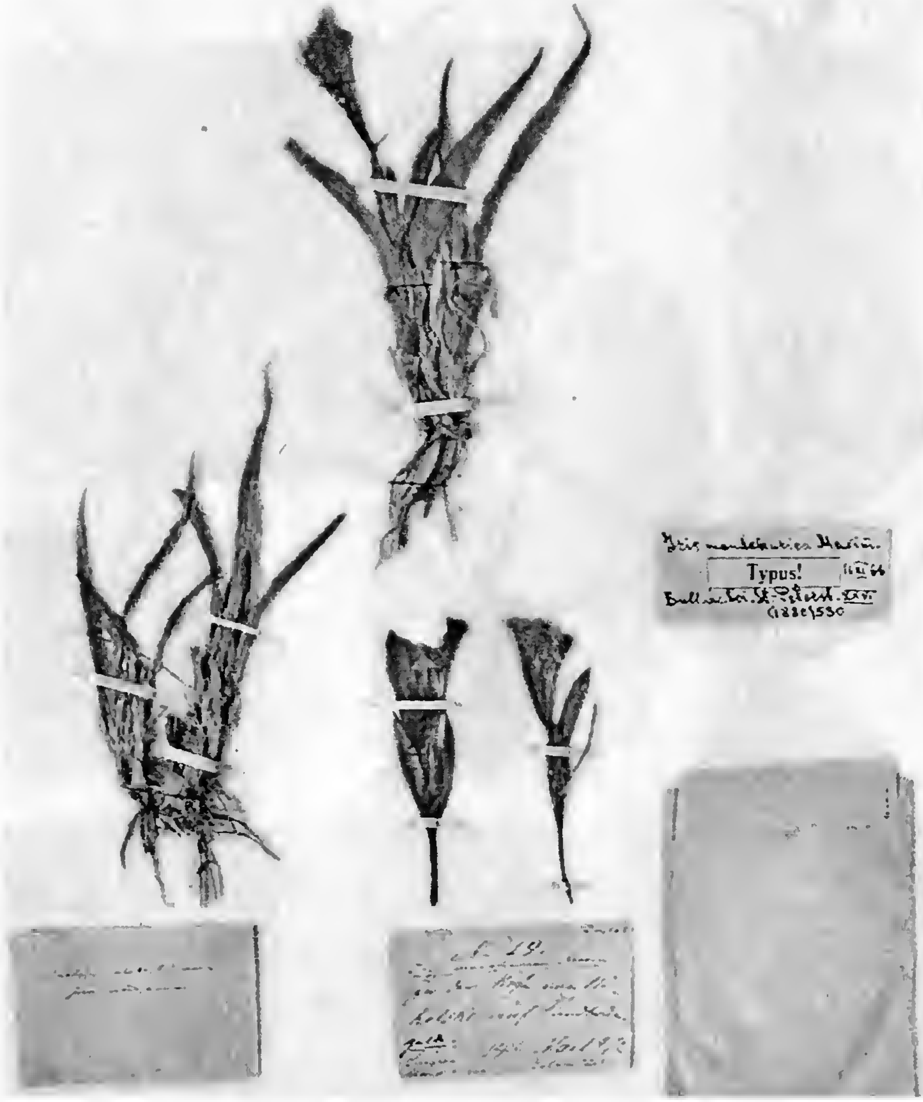


Рис. 3. Тип *I. mandshurica* Maxim.

(1935) и Д. П. Воробьев и др. (1966), которые приводят этот вид для Уссурийского р-на наряду с *I. flavissima* (=*I. humilis*). Позже Д. П. Воробьев, собиравший растения 2 VI 1964 г. по дороге на пос. Краскино, определяет 11 XII 1967 их как *I. mandshurica* (рис. 4). Этот образец Н. С. Павлова выбирает как типовой для *I. vorobievii*. Г. И. Родионенко (Rodionenko, 2003, 2005, 2006), J. W. Waddick и Y. Zhao (1992) относят его к *I. mandshurica*. По нашему мнению, указания Г. И. Родионенко и В. Н. Ворошилова (Родионенко, 1977; Ворошилов, 1982; Rodionenko, 2006) о произрастании *I. mandshurica* на юге Приморья ошибочны и относятся к *I. vorobievii*. К последнему виду относятся указания в работах Д. П. Воробьева, В. Л. Комарова, Л. П. Сергиевской, К. А. Угринского, Б. А. Федченко, J. W. Waddick и Y. Zhao о распространении *I. bloudowii* на Дальнем Востоке и в Маньчжурии.

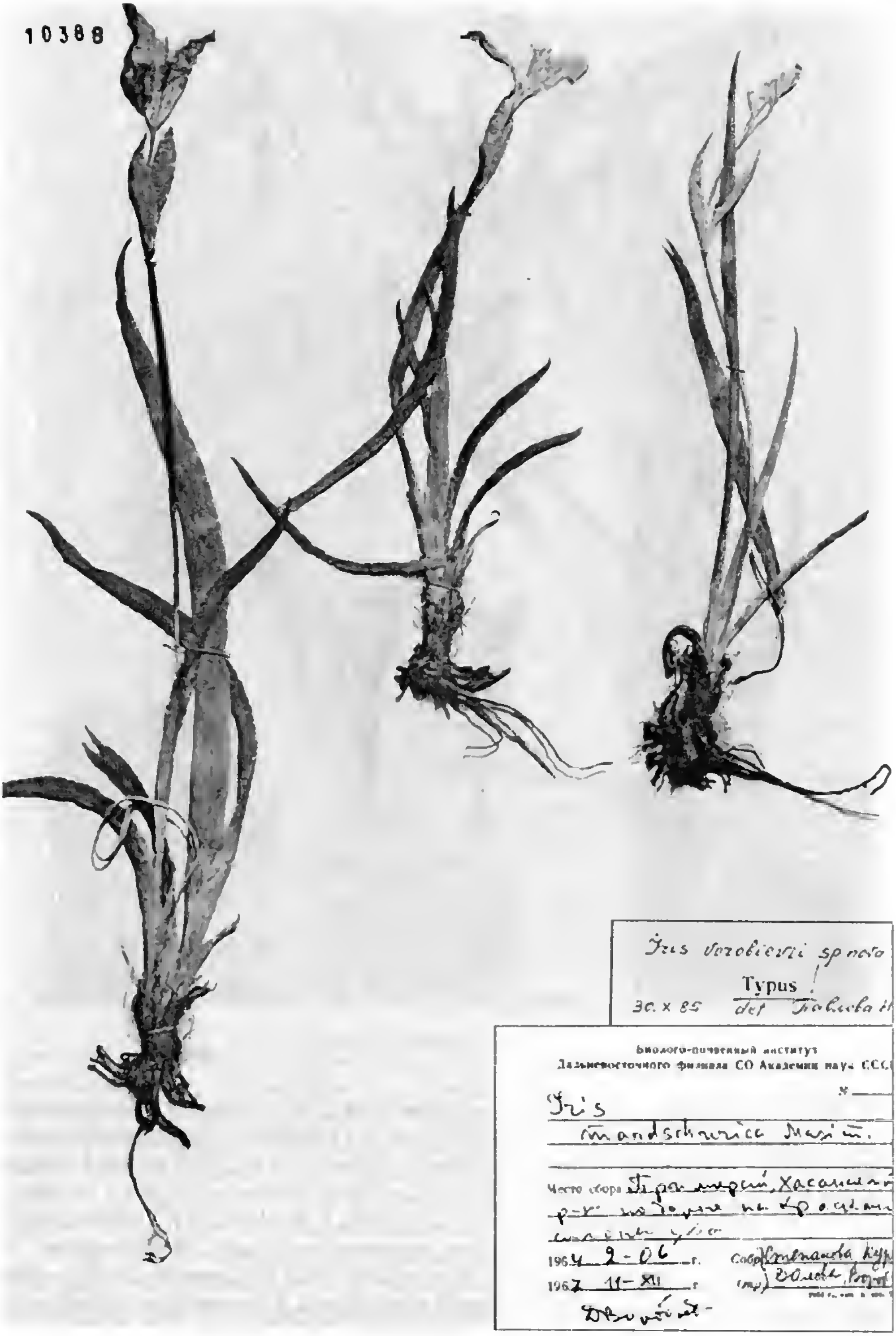


Рис. 4. Тип *I. vorobievii* N. S. Pavlova.

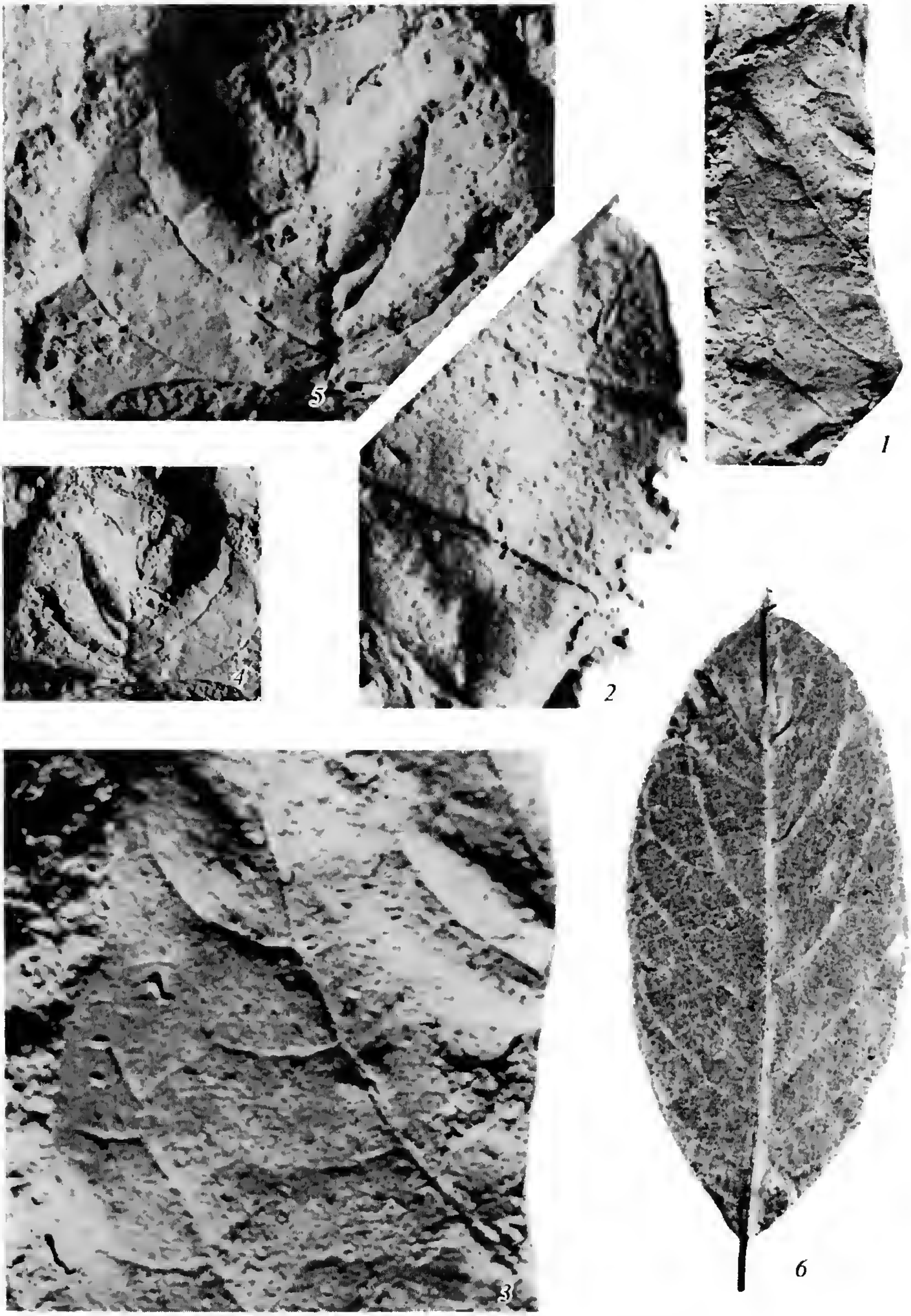


Таблица I. Листья *Artocarpus* cf. *hypargyreus* и *A. hypargyreus*.

1 — *Artocarpus* cf. *hypargyreus*, верхний эоцен, среднеаксыирская подсвита, гора Киин-Кериш, флора Василенко, образец 3, кол. 449А; *2, 3* — то же, фрагменты, ×3; *4* — его противоотпечаток, образец 3А, зеркальное изображение; *5* — то же, ×3; *6* — *A. hypargyreus*, Kwangtung, W. T. Tsang, № 21182 (LE), верхняя поверхность листа, ×6.4.

К с. 927

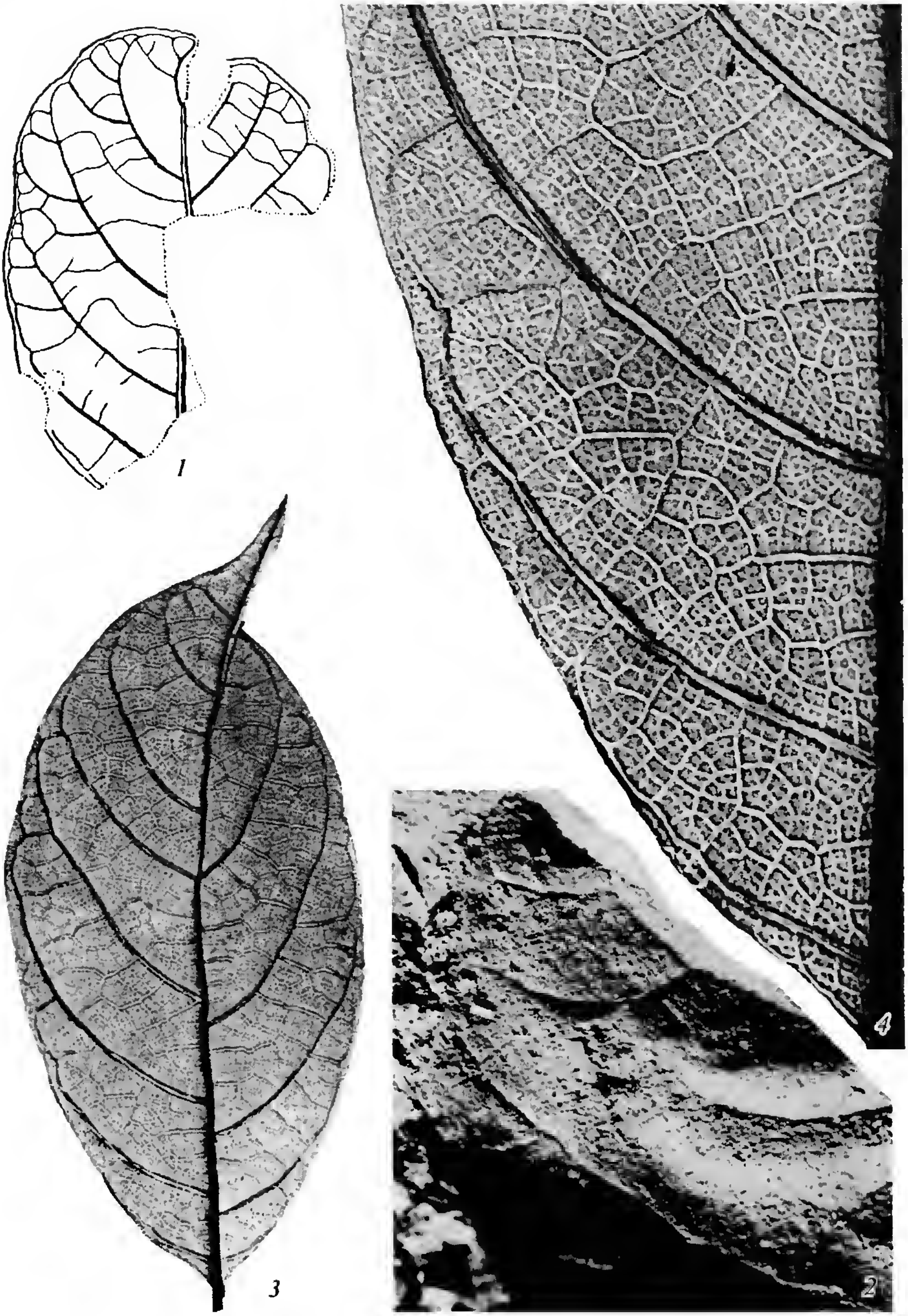


Таблица II. Листья *Artocarpus* cf. *hypargyreus* и *A. hypargyreus*.

1 — ***Artocarpus*** **cf.** ***hypargyreus*****, верхний эоцен, среднеаксыирская подсвита, гора Киин-Кериш, флора Василенко, авторский рисунок образца 3. дополнен по образцу 3А:** ***2*** **— то же. обр. 3. фрагмент. ×3;** ***3*** **—** ***A. hypargyreus*****, Hong-Kong, Y. W. Taam. № 2259 (LE), нижняя поверхность листа;** ***4*** **— то же, фрагмент, ×3.**

Исследуемые виды относятся к подроду *Psammiris* Spach, характерной особенностью которого является наличие у семян присемянника — неполного ариллуса. Следует отметить, что структура семени и особенно семенной кожуры у ирисов изучены недостаточно, хотя этот признак является важным и систематически значимым (Родионенко, 1961; Немирович-Данченко, 1985; Оганезова, 1997). В литературе имеются краткие данные по форме, размерам и цвету семян *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. vorobievii* (Dykes, 1913; Родионенко, 1955, 1961; Чайка, 1971; Доронькин, 1987; Павлова, 1987). Данные о семенах *I. mandshurica* отсутствуют.

Виды *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. mandshurica*, *I. vorobievii* отличаются по морфологическим признакам. Настоящее исследование микроструктуры их семян расширяет набор признаков, которые могут быть использованы в систематике рассматриваемых видов.

Материал и методика

В настоящей работе дано описание микроструктуры поверхности семенной кожуры исследуемых видов. Материалом послужили семена, собранные авторами в экспедициях в местах естественного произрастания видов в течение 2000—2004 гг.: Приморский край — *I. mandshurica*, Октябрьский р-н, окр. пос. Покровка, гора Сенькина Шапка и *I. vorobievii*, Хасанский р-н, окр. пос. Краскино; Западный Алтай — *I. bloudowii* у пос. Ключи и *I. humilis* — из коллекции Ботанического сада г. Барнаула. Семена каждого вида предварительно отбирали с помощью бинокулярной луны МБС-1 при 2-кратном увеличении. Поверхность семян изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Jeol-35C с увеличением от 22 до 1000 по стандартной методике. Для описания семян и микроструктуры семенной кожуры использовали терминологию, разработанную ранее (Barthlott, Ehler, 1977; Артюшенко, 1990; Терёхин, 1996).

Результаты и их обсуждение

Семена *I. bloudowii* продолговатые (рис. 5, *1*), 3.5—4.8 мм дл., 2.2—2.75 мм шир., темно-коричневые, с желтым ариллусом. Поверхность семени морщинистая. Клетки по форме удлиненные, антиклинальные стенки прямые (рис. 5, *2*). Границы четкие, приподнятые. Внешние периклинальные стенки выпуклые. Рельеф клеточной стенки сетчато-морщинистый.

Семена *I. humilis* эллиптические (рис. 5, *3*), 3.2—3.8 мм дл., 1.9—2.5 мм шир., светло-коричневые, ариллус желто-бурый. Семенная кожура морщинистая. Клетки по форме изодиаметрические, антиклинальные стенки прямые (рис. 5, *4*). Рельеф клеточных границ углубленный. Поверхность внешних периклинальных стенок относительно ровная, сетчато-морщинистая.

Семена *I. mandshurica* грушевидные (рис. 5, *5*), 3.5—4.6 мм дл., 2—2.5 мм шир., темно-бурые, ариллус светло-желтый. Поверхность семени извилисто-складчатая. Клетки по форме изодиаметрические, антиклинальные стенки округлые (рис. 5, *6*). Рельеф клеточных границ приподнятый. Поверхность внешних периклинальных стенок вогнутая, сетчатая.

Семена *I. vorobievii* продолговатые (рис. 5, *7*), 3.2—4 мм дл., 1.2—2.1 мм шир., светло-коричневые со светло-желтым ариллусом. Поверхность семени извилисто-складчатая. Клетки по форме изодиаметрические, антиклинальные стенки пря-

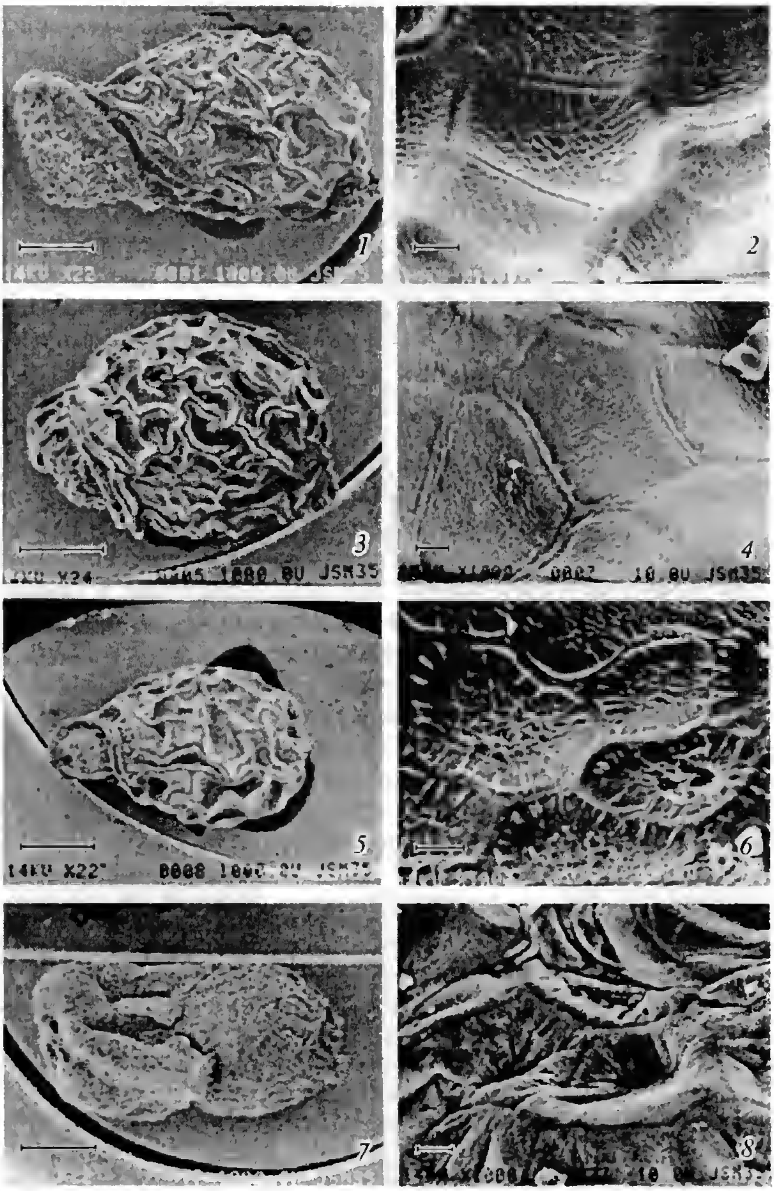


Рис. 5. Микроструктура поверхности семенной кожуры.

1, 2 — *I. bloudowii* Ledeb.; *3, 4* — *I. humilis* Georgi; *5, 6* — *I. mandshurica* Maxim.; *7, 8* — *I. vorobievii* N. S. Pavlova. Масштабные линейки: *1, 3, 5, 7* — 1 мм, *2, 4, 6, 8* — 10 мкм.

мые (рис. 5, *8*). Рельеф клеточных границ приподнятый. Кривизна внешних периклинальных стенок вогнутая, поверхность морщинистая.

Сравнительный анализ морфологических признаков семян позволил обнаружить целый ряд различий между видами. Семена *I. bloudowii* крупнее, чем у *I. humilis* и *I. mandshurica*. Все они различаются по форме, у первого вида семена продолговатые, у второго — эллиптические, у третьего — грушевидные. В то же время у *I. bloudowii* и *I. humilis* поверхность наружного кутикулярного слоя морщинистая, а у *I. mandshurica* — извилисто-складчатая. Такая же поверхность у семян *I. vo-*

robievii — извилисто-складчатая, по форме же они сходны с *I. bloudowii* — продолговатые, однако имеют очень крупный ариллус — до 2.5 мм дл. У всех видов форма семян несколько варьирует в зависимости от их расположения в коробочке.

Исследование микроструктуры поверхности семенной кожуры видов показало, что они имеют как сходство, так и достаточно заметные различия. Форма клеток у 3 видов изодиаметрическая, а у *I. bloudowii* — удлиненная. Антиклинальные стенки у *I. mandshurica* округлые, у остальных видов прямые. Рельеф клеточных границ у 3 видов приподнятый, у *I. humilis* углубленный. Рельеф внешних периклинальных стенок, который является одним из самых важных признаков, определяющих разнообразие скульптурированности поверхности семян, у исследуемых видов различен. Так, рельеф у *I. bloudowii* выпуклый, у *I. humilis* — относительно плоский, а у *I. mandshurica* и *I. vorobievii* — вогнутый, причем у последнего вида очень глубокий рельеф. Следует отметить, что у *I. vorobievii* на клеточных границах наблюдаются поражения гифами грибов. Отличаются все виды и по тонкому рельефу клеточных стенок. Так, у *I. bloudowii* поверхность внешней периклинальной стенки сетчато-морщинистая, у *I. humilis* — складчатая, у *I. mandshurica* — сетчатая, причем с разрывами у клеточных границ, у *I. vorobievii* — морщинистая.

Таким образом, в результате исследования было обнаружено много новых признаков. Выявленные признаки микроструктуры поверхности семенной кожуры подтверждают самостоятельность изученных таксонов. Диагностическая ценность каждого отдельного признака может быть важной для описания вида. Ниже нами приводятся таксономический конспект и ключ для определения видов *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. mandshurica*, *I. vorobievii*. Приводятся данные о наборе хромосом (Доронькин, Красников, 1984; Соколовская, Пробатова, 1986; Стародубцев, Миронова, 1990).

1. *Iris bloudowii* Ledeb., 1830, Icon. pl. Fl. Ross. 2, tab. 101; id., 1833, Fl. Alt. 4 : 331; id., 1853, Fl. Ross. 4 : 102; Turcz., 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 197; Baker, 1876, in Gard. Chron. ser. 2, 6 : 710; Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 533; Dykes, 1913, Gen. Iris : 138; Ugr., 1922, Feddes Repert. (Beih.), 14 : 18; Крыл., 1929, Фл. Зап. Сиб. 3 : 670; Б. Федч., 1935, во Фл. СССР 4 : 550; Родионенко, 1961, Род Ирис — *Iris* L. : 199; Mathew, 1981, The *Iris* : 39. — *I. flavissima* var. *umbrosa* Bunge, 1829, in Ledeb., Fl. Alt. I : 58. — *I. flavissima* subsp. *bloudowii* (Leadeb.) Baker, 1892, Hand. Irid. : 29.

Описан с Алтая (пос. Владимировка, бывшее с. Чечулиха): «*Iris loudowii*. Tab. CI. *Iris flavissima* Fl. alt. var. a. umbrosa excl. synon. plur.». Typus: «Hb. Meyer, Altay, Iris (*flavissima* Bge) *macropogon* Ledeb. In montosis umbrosis et apricus pr. Riddersk, Smejow, Ledebour; pr. Tschetschulicha, Bunge — pr. Barnaul. April. May. 1826» (LE!). 2n = 26.

В горах, в нижней зоне альпийского пояса, на альпийских лугах; в лесном поясе на лугах, склонах, по окраинам лесов и в долинах горных речек. — Западная Сибирь: Алтайский край. — Общ. распр.: Казахстан (сев.-вост.), Китай (сев.-вост.).

2. *I. humilis* Georgi, 1775, Bemerk. Reise, 1 : 196; Бобров, 1960, Бот. мат. (Ленинград) 20 : 6; Родионенко, 1961, Род Ирис — *Iris* L. : 199; Караваев, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 335; Пешкова, 1975, Новости сист. высш. раст. 12 : 135; Mathew, 1981, The Iris : 39; Н. С. Павлова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 423; Губанов, 1996, Консп. фл. Внешн. Монг.: 33. — *I. flavissima* Pall., 1776, Reise, 3 : 715; Turcz., 1856, Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 197; Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 24 : 530; Dykes, 1913, Gen. Iris : 137; Б. Федч., 1935, во Фл. СССР 4 : 545;

Грубов, 1970, Новости сист. высш. раст. 6 : 34. — *I. flavissima* subsp. *transuralensis* Ugr., 1922, Feddes Repert. (Beih.), 14 : 16.

Описан из Прибайкалья: «In schättigten mulmigten Thalern von der Angara bis Olchon». Lectotypus (Alexeeva, hoc loco): «*Iris pumila* ad Baical, 1772» (MW). Isolectotypus: «*Iris pumila*? ad Baicalem lecta» (BM!). 2n = 22.

По степным (преимущественно песчаным), нередко каменистым склонам, в борах, на лесных полянах и прибрежных лугах, среди кустарников. — Западная Сибирь (южн. и Алтай), Средняя и Восточная Сибирь (южн.). — Общ. распр.: Монголия (сев. и вост.), Китай (Сев. и Центр. Дунбэй).

3. *I. mandshurica* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 530; Dykes, 1913, *Iris* : 140; Ugr., 1922, Feddes Repert. (Beih.), 14 : 15, 18; Родионенко, 1961, Род Ирис — *Iris* L. : 199; Mathew, 1981, The Iris : 40. — *I. humilis* auct. non Georgi: Павлова, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 423.

Описан с р. Суйфун (р. Раздольная, пос. Никольск, Приморский край): «Mandshyria australis, ad fl. Suifun, cum *I. flavissima*, fine Maji fl. (Goldenstadt)». Typus: «Suifun Mandshuria 14 May 1872 (Goldenstadt)» (LE!). 2n = 24, 28.

На сухих травянистых склонах, каменистых вершинах, в составе травостоя остепненных лугов; редко. — Приморский край: Октябрьский, Партизанский, Уссурийский (со средним Амуром) районы. — Общ. распр.: север Китая и п-ова Корея.

4. *I. vorobievii* N. S. Pavlova, 1987, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 2 : 424. — *I. mandshurica* auct. fl. Or. Extr., non Maxim.

Описан из Приморского края. Typus: «Приморский край, Хасанский р-н, по дороге на Краскино, склоны увалы, 2 VI 1964, собр.: Степанова, Курецова, Валова, Воробьев». (VLA!, isotypus LE!). 2n = 14.

На травянистых склонах сопок, остепненных лугах, среди злаково-бобового разнотравья под пологом редко стоящих дубов или других древесных пород. — В России известна единственная популяция в Приморском крае, на крайнем юге Хасанского р-на, от бассейна р. Тумынган до р. Гладкая (немного севернее пос. Краскино). — Общ. распр.: Китай (Сев.-Вост.), п-ов Корея (сев.-вост. районы).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Корневище короткоползучее, утолщенное, вертикальное . . . . 4. *I. vorobievii*.
— Корневище ползучее, узловато-утолщенное, горизонтальное . . . . 2.
2. Основание стебля окружено бурыми волокнистыми остатками прошлогодних листьев . . . . 2. *I. humilis*.
— Основание стебля окружено перепончатыми безлистными влагалищами . . . . 3.
3. Листочки обертки травянистые, зеленые, вздутые . . . . 1. *I. bloudowii*.
— Листочки обертки травянистые, светло-зеленые . . . . 3. *I. mandshurica*.

Благодарности

Авторы выражают благодарность Т. В. Егоровой за критический просмотр рукописи и ценные замечания, а также Л. А. Карцевой за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л., 1990. 204 с.

Бобров Е. Г. Забытые виды И. И. Георги из «Байкальской флоры» // Бот. матер. Герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Л., 1960. Т. 20. С. 1—22.

Воробьев Д. П. и др. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 490 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Грубов В. И. Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1970. Т. 6. С. 29—37.

Грубов В. И. Iris L. // Растения Центральной Азии. Л., 1977. Вып. 7. С. 88—102.

Доронькин В. М., Красников А. А. Цитотаксономическое исследование сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 5. С. 683—685.

Доронькин В. М. Iris L. — Касатик // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 114—124.

Караваев М. Н. Заметки о гербарии И. И. Георги // Новости систематнки высших растеннй. Л., 1973. Т. 10. С. 333—336.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Малый определитель растений Дальне-Восточиого Края. Владивосток, 1925. 515 с.

Немирович-Данченко Е. Н. Сем. *Iridaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. Однодольные. С. 108—113.

Оганезова Г. Г. Структура семени некоторых ирисовых в связи с систематикой, географией и филогенией семейства *Iridaeeae*. I. Подсемейства *Nivenioidae* и *Iridoideae* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 14—29.

Павлова Н. С. Касатик — *Iris* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 415—425.

Пешкова Г. А. О некоторых видах рода *Iris* L. из Средней Сибири //.Новости систематики высших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 135—140.

Родионенко Г. И. Семя ириса и его особенности // Докл. Акад. наук СССР, 1955. Т. 104. № 4. С. 653—656.

Родионенко Г. И. Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

Родионенко Г. И. Iridaceae Juss. — Ирисовые или Касатиковые // Декоративные травянистые растения. Л., 1977. Т. 1. С. 158—311.

Сергиевская Л. П. Iris L. Касатик // Флора Забайкалья. Томск, 1972. С. 40—49.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123—124.

Терёхин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 377 с.

Угринский К. А. Критические заметки о некоторых видах Харьковской флоры // Тр. О-ва исп. прир. при Имп. Харьк. ун-те. 1911. Т. 44. С. 288—318.

Федченко Б. А. Сем. касатиковые — *Iridaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 498—588.

Чайка В. М. Строение семян некоторых видов ириса Западной и Восточной Сибири // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Тематический сборник. Новосибирск, 1971. С. 119—128.

Barthlott W., Ehler N. Raster-Elektronenmikroskopie der Epidermis-Oberflachen von Spermatophyten // Trop. subtrop. Pflanzenwelt. 1977. Bd 19. S. 1—110.

Dykes W. R. The genus *Iris*. Cambridge, 1913. 245 p.

Georgi I. G. Bemerkungcn eincr Rcise in Russischen Reich im Jahre 1772. St.-Petersburg, 1775. Vol. 1. S. 194—242.

Ledebour C. F. Iris L. // Icones plantarum floram Rossicam. Rigae, 1830. C. 2, tab. 101.

Maximowicz K. J. Diagnoses des plantes neuvelles de l'Asie // Bull. Acad. Sci. Pétersb. 1880. T. 26. P. 504—542.

Rodionenko G. I. Life of rhizome // SIGNA. Modalla (USA), Fall, 2003. N 71. P. 3620—3631.

Rodionenko G. I. The life of rhizomes // The 2005 Iris Year Book. Kent (UK), 2005. P. 38—49.

Rodionenko G. I. Iris mandshurica // SIGNA. Molalla (USA), Spring, 2006. N 76. P. 3838—3840.

Waddick J. W., Zhao Y. Iris of China. Portland, Oregon, 1992. 192 p.

Ugrinsky K. A. Iris flavissima Pall. // Feddes Repert. 1922. Bd 15. S. 1—40.

SUMMARY

Four closely related *Iris* species (section *Psammiris*), namely *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. mandshurica* and *I. vorobievii* were studied. They are proved to be separate species.

УДК 561.635.3 : 551.781.43 (574.42) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 6

© И. А. Ильинская

ИСКОПАЕМЫЙ ЛИСТ *ARTOCARPUS* (*MORACEAE*) ИЗ ВЕРХНЕГО ЭОЦЕНА ЗАЙСАНСКОЙ ВПАДИНЫ (ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

I. A. ILJINSKAJA. FOSSIL LEAF OF *ARTOCARPUS* (*MORACEAE*) FROM THE UPPER EOCENE OF THE ZAISAN DEPRESSION (EASTERN KASAKHSTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu

Поступила 11.12.2006

При подготовке 5-го тома издания «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» обнаружилось, что лист из верхнего эоцена горы Киин-Кериш в Зайсанской впадине, опубликованный как *Styrax* sp., отличается по жилкованию от листьев *Styrax* и совпадает по нему с *Artocarpus hypargyreus*, и он описан заново под названием *Artocarpus* cf. *hypargyreus*.

Ключевые слова: верхний эоцен, *Artocarpus*, Восточный Казахстан.

Обширный, но далеко не полный гербарный материал по роду *Artocarpus*, хранящийся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (из 15 его видов, известных для Китая, в гербарии имеется только 3), позволил выявить у 5 видов присутствие листьев морфотипа, близкого к таковому ископаемого листа. Наиболее сходные листья обнаружены у южнокитайского *A. hypargyreus* Hance из подрода *Pseudojaca* (Jarrett, 1960). Подобные листья встречаются и у *A. lakocha* Roxb. из Кумаона из этого же подрода и у 3 видов подрода *Artocarpus*: *A. integer* (Thunb.) Merr. с о-ва Хайнань, *A. rigida* Blume с о-ва Цейлон и *A. odoratissima* Blume с Филиппинских островов.

Первоначально (Ильинская, 1963) листа из Киин-Кериша был отнесен к роду *Styrax* L. и сближался с современным видом *S. officinalis* L. Однако этот ископаемый лист отличается от листьев последнего и листьев рода *Styrax* в целом дуговидными базископическими ответвлениями от вторичных жилок и расположением дуг, соединяющих вторичные жилки и их ответвления непосредственно у края листа, или же они отделены от него очень мелкими петлями, различимыми только под бинокуляром, тогда как у листьев рода *Styrax* они отделены от края рядом ясно видных петель.

Описываемый лист сходен с листьями *A. hypargyreus* (табл. I, *6*; II, *3*, *4*) формой листа, его отогнутым кончиком, цельным краем, дуговидными и асимметричными вторичными жилками, их дугами, проходящими вдоль края листа, быстро истончающейся нижней вторичной жилкой (табл. I, *2*), наличием дуговидных базископических ответвлений, характером вставочных жилок, редкими, иногда коленчато изогнутыми третичными жилками и перпендикулярными и параллельными к ним жилками четвертого порядка. Ископаемый лист отличается от листьев *A. hypargyreus* меньшим на 1 пару числом вторичных жилок, а главное отсутствием жилок 5-го порядка, но возможно, что ископаемый лист представлен отпечатком верхней поверхности, на которой жилки 5-го порядка не видны (табл. I, *6*). Учитывая изложенное выше, отпечаток из Киин-Кериша исключен из рода *Styrax* и, учитывая недостаточность материала для описания нового вида, отнесен к роду *Artocarpus* под названием:

Artocarpus cf. *hypargyreus* Hance — *Styrax* sp. Ильинская, 1963 : 180, табл. VII, *11*, *12*, рис. 18.

Приводим его детальное описание.

Лист около 7 см дл. и 4 см шир., цельный, эллиптический. Основание не сохранилось. Верхушка с округлыми сторонами, загнутая в сторону, кончик не сохранился, вероятно, из-за того, что был отогнут (табл. I, *5*; II, *1*). Край цельный. Главная жилка в основании 1.5 мм, а в начале верхней трети 1 мм толщ. Вторичные жилки тоньше главной в 5—6 раз, в числе 6 пар, от самой нижней сохранилось только тонкое окончание, идущее вдоль края листа (табл. I, *2*); в верхней трети листа (табл. I, *4*, *5*; II, *1*) наблюдается асимметрия в частоте, угле отхождения и длине вторичных жилок. На одной половине листа величина интервалов между жилками несколько возрастает акропетально (табл. I, *1*; II, *2*); угол отхождения варьирует от 55 до 70°; нижняя достаточно полно сохранившаяся жилка почти прямая, остальные дуговидные; 4 жилки отдают в последней своей трети 2—4 слегка дуговидных базископических ответвлений (табл. I, *3*); вторичные жилки и их ответвления соединяются дугами, проходящими вдоль края листа, а местами отделенными от него очень мелкими петлями, видными только под бинокуляром. Вставочиые жилки длинные в верхних интервалах (табл. I, *3*; II, *2*) и короткие в нижних (табл. I, *1*). Третичные жилки 2—3 на 1 см почти прямые (табл. I, *2*, *5*) или коленчато изогнутые (табл. I, *3*), проходят косо к вторичным. Местами видны тонкие жилки 4-го порядка, иерпендикулярные третичным и параллельные им (табл. I, *2*, *5*).

A. cf. *hypargyreus* — вторая находка ископаемых остатков рода *Artocarpus* на территории бывшего Советского Союза и, вероятно, для Евразии (Collinson, 1989). Первая — *A*. *vassilevskajae* Baik., описанная из палеоцена Южного Урала (Байковская, 1982, 1984), отличается от *A*. cf. *hypargyreus* очень крупными листьями с очень многочисленными почти прямыми вторичными жилками. Кроме того, А. А. Колаковский (1959, 1964) описал из позднего миоцена Абхазии *A*. *kimmerica* Kolak., но этот вид является синонимом *Laurus pliocenica* (Sap. et Mar.) Kolak., как установила Байковская (1982, 1984). К аргументации этого переопределения следует добавить наличие у *A*. *kimmerica* отогнутых вторичных жилок, что наблюдается у *L*. *pliocenica* и не обнаружено у листьев *Artocarpus*.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49095).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Artocarpus Forst. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л., 1982. Т. 2. С. 32—33.

Байковская Т. Н. Палеоценовая флора Романкульская (Южный Урал). Л., 1984. 78 с.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. II // Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8 «Палеоботаника». М.; Л., 1963. Вып. 4. С. 141—187.

Колаковский А. Л. Второе дополнение к кодорской плиоценовой флоре // Тр. Сух. бот. сада. 1959. Вып. 12. С. 210—262.

Колаковский А. А. Плиоценовая флора Кодора. Сухуми, 1964. 210 с.

Collinson M. E. The fossil history of the *Moraceae*, *Urticaceae* (including *Cecropiaceae*) and Cannabaceae // The Systematics Association Special volume. 1989. N 40B. P. 319—340.

Jarrett F. M. Studies in *Artocarpus* and allied genera. IV. A revision of *Artocarpus* subgenus *Pseudojaca* // J. Arnold Arb. 1960. Vol. 41. N 2. P. 111—140.

SUMMARY

While preparing the 5th volume of the edition «Fossil flowering plants of Russia and adjacent countries», it became apparent that a leaf from the Upper Eocene of the Kiin-Kerish Mountain in the Zaisan Depression (Eastern Kazakhstan) previously published as *Styrax* sp. differs in its venation from the leaves of *Styrax*, while agreeing in this character to those of *Artocarpus hypargyreus*. This leaf is re-described here under the name *Artocarpus* cf. *hypargyreus*. This is the second record of fossil leaves of *Artocarpus* in Eurasia.

ТОМ 92 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 2007, № 6

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.40/.43)

© В. Г. Папченков

РЕДКИЕ И НОВЫЕ ГИБРИДНЫЕ РАСТЕНИЯ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

V. G. PAPCHENKOV. RARE AND NEW HYBRID PLANTS IN THE MIDDLE VOLGA BASIN

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
Факс (085-47) 2-40-42
E-mail: adm@yaroslavl.ru
Поступила 23.05.2005
Окончательный вариант получен 03.10.2006

Приводятся сведения о находках 81 гибрида сосудистых растений, 74 из которых не указывались ранее на территории Среднего Поволжья, 42 впервые отмечаются для флоры Татарстана, 19 — Чувашии, 13 — Марий Эл, 11 — Нижегородской обл., 8 — Самарской обл. и 6 — Ульяновской обл.

Ключевые слова: гибридные растения, находки, бассейн Средней Волги.

Данное сообщение касается многочисленных находок гибридных растений, сделанных мною и, в некоторых случаях, другими коллекторами на территории Среднего Поволжья в границах Республик Марий Эл, Чувашия и Татарстан, Самарской, Ульяновской и Нижегородской (к югу от р. Оки) областей. Бинарные названия или гибридные формулы растений расположены в алфавитном порядке. Двумя звездочками обозначены те из них, которые впервые приводятся для бассейна Средней Волги. Одной звездочкой — ранее неизвестные в той или иной республике или области данного региона. При цитировании образцов, собранных автором статьи, фамилия коллектора опускается.

Гербарные образцы, подтверждающие находки, хранятся в Гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (IBIW), дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

***Agrostis gigantea* Roth × *A. stolonifera* L. — Чувашия, Козловский р-н, песчаный пляж по берегу р. Волги, 28 VII 1987; там же, Куйбышевское водохранилище, остров ниже пос. Звенигово, 29 VI 1989.

***A.* × *murbeckii* Fouill. (*A. stolonifera* L. × *A. tenuis* Sibth.). — Чувашия, Вурнарский р-н, песчаный берег лесного пруда, 27 VI 1987. Сведения о распространении этих двух гибридов мне неизвестны.

***Arctium* × *mixtum* (Simonk.) Nym. (*A. minus* (Hill) Bernh. × *A. tomentosum* Mill.). — Татарстан, Октябрьский р-н, ж.-д. ст. Нурлат, 12 VII 1970; Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Спасский, 4 VII 1988. Как отмечает О. В. Чернева (1994), все виды рода легко гибридизируют друг с другом. Но в региональных флорах упоминаний о гибридах нет.

***Betula* × *aurata* Borkh. (*B. pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh.) (Kennedy, Brown, 1983). — Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», ст. Илеть, сфагновое болото, 2 VI 1988;

там же, оз. Мельничный Кичиер, сфагновое болото, 23 VIII 1989; там же, Кленовогорское лесничество, 37-й квадрат, большое сфагновое болото, 5 VIII 1990. Подобный гибрид отмечали В. В. Куваев и др. (1992) в Подмосковье, В. Г. Папченков, О. И. Козловская (2001) — в Вологодской обл.

***Bidens cernua* L. × *B. radiata* Thuill. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище напротив пристани Пустые Моркваши, обсохшая песчаная отмель, 19 IX 2001. Наличие такого гибрида в Киевской обл. отмечали С. Л. Мосякін (1988) и В. В. Протопопова (1994).

***B. frondosa* L. × *B. radiata* Thuill. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, между пристанями Пустые Моркваши и Биостанция, каменисто-щебнистая обсохшая отмель, 19 IX 2001; остров напротив пос. Лаишево, обсохшая отмель, 21 IX 2001; Ульяновская обл., д. Красный Яр, Куйбышевское водохранилище, обсохшее мелководье, песок, 25 IX 2001; Чувашия, Чебоксарское водохранилище, пристань Шмукарская, небольшой залив, сырой грунт, 27 IX 2001. Ранее этот гибрид был обнаружен на Угличском водохранилище в границах Тверской обл. (Папченков, Гарин, 2000).

Bidens × *garumnae* Jeanjean et Debray (*B. frondosa* L. × *B. tripartita* L.). — *Самарская обл., правый берег р. Б. Толкай, в окр. д. Б. Толкай, 15 VII 1974; *Ульяновская обл., д. Красный Яр, Куйбышевское водохранилище, обсохшее мелководье, песок, 25 IX 2001; Татарстан, Куйбышевское водохранилище: г. Тетюши, ключи под склоном высокого берега водохранилища, 22 IX 2001; пос. Лаишево, сырая от ключевых вод щебнистая отмель и остров напротив поселка, 21 IX 2001; Верхне-Услонский р-н, пристань Печищи, обсохшее мелководье, 26 IX 2001; там же, пристань Пустые Моркваши, обсохшие мелководья у коренного берега и остров напротив пристани, 19 IX 2001. *Чувашия, Чебоксарское водохранилище: пристань Шмукарская, сырой грунт по берегу небольшого залива, 27 IX 2001; г. Васильсурск, правый берег водохранилища, сырая глинистая отмель, 28 IX 2001. *Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище: г. Нижний Новгород, устьевая часть р. Оки, прибрежные пески и щели плит набережной, 17 IX 2001; о-в Татинский напротив пос. Работки, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001. Ранее по единичным находкам данный таксон был отмечен для флоры Татарстана (ж.-д. пути) и Марий Эл (берег пруда) (Папченков, 1993).

***Bidens* × *polakii* Velenovský (*B. radiata* Thull. × *B. tripartita* L.). — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров напротив пристани Пустые Моркваши, обсохшая песчаная отмель, 19 IX 2001; 2) там же, остров напротив пос. Лаишево, обсохшая отмель, 21 IX 2001. Приводился для Владимирской и Ярославской областей (Папченков, Гарин, 2000).

***Carex* × *allolepis* Rchb. (*C. acuta* L. × *C. cespitosa* L.). — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Рыбацкий у Болгар, 26 VI 1988. Известный гибрид (Кречетович, 1935; Dostál, 1982), но приводится он без указания конкретных местонахождений.

***C. appropinquata* Schum. × *C. leporina* L. — Марий Эл, ГПНП «Марий Чодра», дубняк по берегу оз. Желудевое у ст. Илеть, 11 VIII 1988. Каких-либо гибридов *C. appropinquata* на территории России известно не было (Егорова, 1999).

***C. cespitosa* L. × *C. omskiana* Meinsh. — Татарстан, Мензелинский р-н, обводненная низина под Игимским бором, 21 V 1986. Сведения о подобном гибриде отсутствуют.

***Carex* × *elytroides* Fries (*C. acuta* L. × *C. nigra* (L.) Reichard). — Татарстан, г. Казань, залив Волги у пос. Мирный, в воде у берега, 18 VI 1981. Известен из оз. Белого в Вологодской обл. (Папченков, Козловская, 2001). По-видимому, гибрид достаточно распространенный (Кречетович, 1935; Dostál, 1982; Егорова, 1999).

***Carex* × *friesii* Blytt. (*C. rhynchophysa* C. A. Mey. × *C. rostrata* Stokes). — Марий Эл, Ветлужский отрог Чебоксарского водохранилища, осочник по берегу небольшого залива, 27 VII 1990. Эта гибридная осока известна на Верхней Волге (Папченков, Лисицына, 1992).

***Centaurea* × *dobroczaevae* Tzvel. (*C. diffusa* Lam. × *C. pseudomaculosa* Dobrocz.). — Татарстан, ст. Высокая Гора, между ж.-д. путями, 12 IX 1979, А. Димитриев. Таксон описан из Воронежской обл., отмечено его довольно широкое распространение на юге бывшего СССР (Цвелёв, 1985).

***Chenopodium acerifolium* Andrz. × *C. acuminatum* Willd. — Г. Нижний Новгород, устье р. Оки, песок по берегу, 17 IX 2001; Нижегородская обл., р. Волга, Парашинский Яр, прибрежный песок, 29 IX 2001; Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров напротив пристани Пустые Моркваши, сухая песчаная отмель, 19 IX 2001; там же, остров напротив пос. Лаишево, обсохшая отмель, 21 IX 2001.

***C. acuminatum* Willd. × *C. strictum* Roth. — Г. Нижний Новгород, устье р. Оки, прибрежные пески, 17 IX 2001; Нижегородская обл., р. Волга, Парашинский Яр, прибрежные пески, 29 IX 2001; Самарская обл., г. Тольятти, речной порт, берег Куйбышевского водохранилища, 24 IX 2001.

***Chenopodium* × *schulzeanum* J. Murr. (*C. glacum* L. × *C. rubrum* L.). — Г. Нижний Новгород, устье р. Оки, прибрежные пески, 17 IX 2001; Чувашия, Чебоксарское водохранилище, пристань Шишкарская, песчаная отмель, 27 IX 2001.

***Chenopodium* × *striatisuecicum* Dvořák (*C. striatiforme* J. Murr × *C. suecicum* J. Murr). — Татарстан, Зеленодольский р-н, Куйбышевское водохранилище, острова у пос. Васильево, 1 VIII 1989. Ранее приводился для Ярославской обл. (Борисова и др., 2001).

***Corispermum* × *czernjaevii* Klok. (*C. hyssopifolium* L. × *C. marschallianum* Stev.). — Самарская обл., г. Тольятти, песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 24 IX 2001; Ульяновская обл., д. Красный Яр, Куйбышевское водохранилище, песок под крутым склоном, 25 IX 2001.

***C. hyssopifolium* L. × *C. nitidum* Kit. et Schult. — Самарская обл., г. Тольятти, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 24 IX 2001.

***C. marschallianum* Stev. × *C. membranaceum* Iljin. — Ульяновская обл., д. Красный Яр, крутой склон к Куйбышевскому водохранилищу, 25 IX 2001.

***C. marschallianum* Stev. × *C. orientale* Lam. — Самарская обл., г. Тольятти, крутой песчаный склон к Куйбышевскому водохранилищу, 24 IX 2001.

***Epilobium adenocaulon* Hausskn. × *E. smyrneum* Boiss. et Balansa. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, пристань Пустые Моркваши, каменисто-щебнистая отмель, 19 IX 2001.

***Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv. × *E. suaveolens* Beck. ex Claus. — Г. Нижний Новгород, устье р. Оки, прибрежные пески, 17 IX 2001; Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище напротив пос. Работки, о-в Татинский, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001.

***Equisetum* × *mildeanum* Rothm. (*E. pratense* L. × *E. sylvaticum* L.). — Татарстан: г. Казань, ферма сельскохозяйственного института, в овраге, 29 V 1923, Н. Афанасьева, гербарий Казанского государственного университета (KAZ); Тетюшский р-н, д. Городок, 28 VII 1947, коллектор неизвестен, KAZ. Приводился для Восточной Европы (Черепанов, 1995) без указания мест находок.

Equisetum × *moorei* Newm. (*E. hyemale* L. × *E. ramosissimum* Desf.). — Татарстан: Высокогорский р-н, ж.-д. пути ст. Бирюли, 21 VI 1988; Бавлинский р-н, окр. с. Крым-Сарай, склон восточной экспозиции, в зарослях спиреи, 26 V 1989. Новые местонахождения редкого в Татарстане гибрида. Прежде, под названием *E.* × *trachyodon* A. Br. (*E. hyemale* L. × *E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr.), приводился для западного склона Игимского бора (Мензелинский р-н) и 3 островов Куйбышевского водохранилища (Куйбышевский р-н) (Марков и др., 1988; Папченков, Шпак, 1992).

***Euphorbia caesia* Kar. et Kir. × *E. subtilis* Prokh. — Татарстан, Бавлинский р-н, окр. с. Крым-Сарай, южный известняковый склон, 26 V 1989; там же, с. Крым-Сарай, крутой известняковый склон юго-восточной экспозиции, 25 V 1989.

***E. rossica* P. Smirn. × *E. subtilis* Prokh. — Татарстан: Бугульминский р-н, д. Петровка, южный щебнистый склон, 24 V 1989; Бавлинский р-н, окр. с. Тат. Кандыз, склон западной экспозиции, 28 V 1989. Литературные сведения о распространении этих гибридов мне неизвестны.

**Euphrasia* × *murbeckii* Wettst. (*E. brevipila* Burn. et Gremli × *E. parviflora* Schag.). — Татарстан, Камско-Устьинский р-н, с. Красновидово, верхняя часть крутого берега Куйбышевского водохранилища, 20 IX 2001. Приведена для флоры Марий Эл (Абрамов, 1989).

***Galium* × *polonicum* Błocki (*G. mollugo* L. × *G. verum* L.). — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Болгарский, 2 VI 1988; Марий Эл, Звениговский р-н, зона подпора Куйбышевского водохранилища, о-в Казин, 23 VI 1989.

***Galium* × *pomeranicum* Retsz. (*G. album* Mill. × *G. verum* L.). — Марий Эл, Звениговский р-н, острова Куйбышевского водохранилища: Лагерный у устья р. М. Кокшага, Сидельниковский верхний, Ураковский, Длинный, Чуваш-Атарский, 22 VI—3 VII 1989.

Glechoma × *hindenburgiana* Graebn. (*G. hederaceae* L. × *G. hirsuta* Waldst. et Kit.). — Татарстан, Сабинский р-н, дубняк у шоссе, 19 V 1987. Ранее отмечалось наличие на территории республики переходных форм между *G. hederacea* и *G. hirsuta* без указания мест нахождения (Бакин и др., 2000).

***Lactuca serriola* L. × *L. tatarica* (L.) C. A. Mey. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, пристань Пустые Моркваши, под береговым обрывом, 19 IX 2001.

***Medicago* × *varia* T. Martyn (*M. falcata* L. × *M. sativa* L.). — Татарстан, г. Казань, микрорайон Горки-II, во дворе дома, 22 VI 1988. С. К. Черепановым (1995) таксон приведен для Восточной Европы.

***Nuphar* × *spenneriana* Gaudin (*N. lutea* (L.) Smith × *N. pumila* (Timm) DC.). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, левобережье, заостровные мелководья, 28 IX 2001. Данный гибридогенный вид широко распространен в Верхнем Поволжье. Ближайшее местонахождение — в Костромском расширении Горьковского водохранилища (Папченков, Лисицына, 1992).

***Nymphaea* × *sundvikii* Hitt. (*N. candida* J. Presl × *N. tetragona* Georgi). — Нижегородская обл., Дзержинский р-н, оз. Пырское, на сфагновой сплавине в «озерках», 31 VIII 1969, Е. Лукина; там же, оз. Исаевское, 13 VII 1974, Е. Лукина, Н. Гусева, Л. Сычкина. Редкий гибрид, иногда встречающийся в озерах Верхнего Поволжья (Папченков, 2003).

***Persicaria* × *brauniana* (S. F. Schultz) Soják (*P. maculata* (Rafin.) A. et D. Löve × *P. minor* (Huds.) Opiz). — Чувашия, ст. Алатырь, ж.-д. пути, 13 VIII 1980. А. Димитриев.

***P. brittingeri* (Opiz) Opiz × *P. tomentosa* (Schrank) Bicknell. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров напротив с. Лаишево, на урезе воды, 21 IX 2001.

***Persicaria* × *figertii* (Beck) Soják (*P. hydropiper* (L.) Spach × *P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, обсохшие щебнисто-глинистые мелководья, 29 IX 2001; Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, напротив пос. Работки, о-в Татинский, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001. Ранее был обнаружен на Угличском водохранилище в Тверской обл. (Папченков, Гарин, 2000).

***Persicaria* × *hervieri* (Beck) Soják (*P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray × *P. minor* (Huds.) Opiz). — Марий Эл, Куйбышевское водохранилище, остров (№ 20) в устье р. Илеть, 5 VII 1989. В гербарии Института биологии внутренних вод РАН (IBIW) хранится такое же растение, собранное А. Григорьевской в г. Воронеже (пер. Лётчиков, палисадник, 12 VII 1996).

***Persicaria* × *lenticularis* (Beck) Soják (*P. lapathifolia* (L.) S. F. Gray × *P. maculata* (Rafin.) S. F. Gray). — Г. Нижний Новгород, устье р. Оки, прибрежные пески, 17 IX 2001.

***P. maculata* (Rafin.) A. et D. Löve × *P. scabra* (Moench) Mold. — Чувашия, ст. Чебоксары, между ж.-д. путями, А. Димитриев. Упоминания о подобном гибриде мне неизвестны.

***Pilosella* × *sciadophora* (Naeg. et Peter) Soják. — Чувашия, Ибресинский р-н, д. Мал. Кармала, луг по берегу Верхнего пруда, 28 VI 1987. Известен из соседней Нижегородской обл. (Шляков, 1989).

Pilosella × *ziziana* (Tausch) F. Schultz et Sch. Bip. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, Малиновские острова, 7 VII 1988. Известен из прикамских районов республики (Бакин и др., 2000).

***Polygonum aviculare* L. × *P. patulum* Bieb. — Самарская обл., г. Тольятти, берег Куйбышевского водохранилища, песок, 24 IX 2001.

***Populus balsmifera* L. × *P. nigra* L. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище у пос. Васильево, остров, 25 VI 1990.

***Populus* × *canadensis* Moench (*P. deltoides* Marsh. × *P. nigra* L.). — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Спасский у с. Куралово, 5 VII 1988; Марий Эл, Куйбышевское водохранилище, о-в Лагерный, 22 VI 1989.

Populus × *canescens* (Ait.) Smith (*P. alba* L. × *P. tremula* L.). — Татарстан, г. Казань, оз. Средний Кабан, берег Ботанического протока, 2 VI 1977. Приводился для пойм Волги и Камы, но гербарные образцы были неизвестны (Бакин и др., 2000).

***Potamogeton biformis* Hagstr. × *P. lucens* L. — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, мелководья напротив пристани Пустые Моркваши, 19 IX 2001.

***Rumex confertus* Willd. × *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb. ex Murb. — Чувашия, Аликовский р-н, р. Абусирма, 10 VII 1987.

***Rumex* × *sharlokii* Abrom. (*R. maritimus* L. × *R. ucrainicus* Fisch. ex Spreng.). — Татарстан, Куйбышевское водохранилище: мелководье у Болгар, 12 VII 1973. В. Экзерцев, В. Артеменко; остров напротив пристани Пустые Моркваши, обсохшее песчаное мелководье, 19 IX 2001; Самарская обл., Куйбышевское водохранилище, залив по р. Усе, обсохший участок, 26 VII 1973, В. Экзерцев, В. Артеменко; Ульяновская обл., д. Красный Яр, Куйбышевское водохранилище, обсохшее песчаное мелководье, 25 IX 2001; г. Нижний Новгород, устье р. Оки, прибрежные пески, 10 IX 2001. А. Е. Грабовская (Бородина) (1996) приводит этот гибрид для Восточной Европы.

***Rumex* × *stenophylloides* Simonk. (*R. maritimus* L. × *R. stenophyllus* Ledeb.). — Татарстан, Лаишевский р-н, Куйбышевское водохранилище, меловое обнажение по береговому обрыву, 21 IX 2001; Ульяновская обл., д. Красный Яр, Куйбышевское водохранилище, обсохшее песчаное мелководье, 25 IX 2001.

***Salix acutifolia* Willd. × *S. alba* L. — Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, о-в Татинский напротив пос. Работки, сухая песчаная отмель, 29 IX 2001.

***S. acutifolia* Willd. × *S. myrsinifolia* Salisb. — Марий Эл, Медведевский р-н, пос. Старожильск, р. Б. Кокшага, в воде у берега, 15 VI 1978; Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров у пос. Васильево, 22 VI 1990.

***S. alba* L. × *S. cinerea* L. — Татарстан, Зеленодольский р-н, Куйбышевское водохранилище, остров у г. Зеленодольска, 26 VII 1989, Т. Шпак.

***S. alba* L. × *S. myrsinifolia* Salisb. — Татарстан, Лаишевский р-н, с. Ташкирмень, Куйбышевское водохранилище, о-в Б. Мансур, 26 V 1987.

***Salix* × *alopecuroides* Tausch (*S. fragilis* L. × *S. triandra* L.). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***Salix* × *calodendron* Wimm. (*S. caprea* L. × *S. dasyclados* Wimm.). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***S. caprea* L. × *S. pentandra* L. — Марий Эл, Звениговский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Ураковский, 26 VI 1989.

***S. cinerea* L. × *S. pentandra* L. — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***Salix* × *coerulescens* Döll (*S. cinerea* L. × *S. starkeana* Willd.). — Татарстан, Лаишевский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Орнитологический, 26 V 1990, Т. Шпак.

***S. dasyclados* Wimm. × *S. triandra* L. — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***Salix* × *holosericea* Willd. (*S. cinerea* L. × *S. viminalis* L.). — Татарстан, Куйбышевское водохранилище: Лаишевский р-н, с. Ташкирмень, о-в Б. Мансур, 26 V 1987; Куйбышевский р-н, о-в Спасский у с. Куралово, 2 VII 1988.

***Salix* × *kirilowiana* Stschegl. (*S. alba* L. × *S. viminalis* L.). — Марий Эл: Медведевский р-н, пос. Старожильск, по песчаным косам р. Б. Кокшаги, 15 VI 1978; Звениговский р-н, Куйбышевское водохранилище, зона подпора у г. Новочебоксарска, о-в Казин, 23 VI 1989.

***Salix* × *laurina* Sm. (*S. cinerea* L. × *S. phylicifolia* L.). — Татарстан, Тетюшский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Тетюшский, 26 VI 1988.

***Salix* × *lispoclados* Dode (*S. alba* L. × *S. pentandra* L.). — Татарстан, Куйбышевский р-н, Куйбышевское водохранилище, остров у д. Болгары, 26 VIII 1988.

***Salix* × *multinervis* Döll (*S. aurita* L. × *S. cinerea* L.). — Татарстан: Верхнеуслонский р-н, пойма р. Свияги, 22 VI 1977; Чистопольский р-н, грива в пойме р. Камы (окр. с. Четырчи), 16 V 1985; Лаишевский р-н, с. Ташкирмень, Куйбышевское водохранилище, о-в Б. Мансур, 25 V 1987; Мензелинский р-н, болото Кулигаш, 17 V 1986.

***Salix* × *myrtoides* Döll (*S. starkeana* Willd. × *S. myrsinifolia* Salisb.). — Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров у пос. Васильево, возвышенный участок, 24 VI 1990.

***S. pentandra* L. × *S. viminalis* L. — Татарстан, г. Казань, Приволжский р-н, по улице, 7 IX 1978.

***Salix* × *puberula* Döll (*S. cinerea* L. × *S. myrsinifolia* Salisb.). — Татарстан: Лаишевский р-н, с. Ташкирмень, Куйбышевское водохранилище, о-в Б. Мансур, 26 V 1987; Тетюшский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Тетюшский, 26 VI 1988; Марий Эл, Государственный природный национальный парк «Марий Чодра», Керебелякское лесничество, 1-й кв., топкий берег оз. Ерчежер, 17 VIII 1989.

***Salix* × *reichardtii* A. Kern. (*S. caprea* L. × *S. cinerea* L.). — Татарстан: г. Казань, берег залива р. Волги у пос. Мирного, 25 IV 1978; Зеленодольский р-н, Мизиновское охотничье хозяйство, берег протоки, 26 V 1986; Лаишевский р-н, с. Ташкирмень, Куйбышевское водохранилище, о-в Б. Мансур, 26 V 1987; Марий Эл, Звениговский р-н, Куйбышевское водохранилище, о-в Кушниковский, 30 VI 1989; там же, о-в Лагерный у устья р. М. Кокшага, 28 VI 1989.

***Salix* × *rubens* Schrank × *S. triandra* L. — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***Salix* × *smithiana* Willd. (*S. caprea* L. × *S. viminalis* L.). — Марий Эл, Горномарийский р-н, д. Бусный Бор, берег р. Рутки, 1 X 1977.

***Salix* × *stipularis* Sm. (*S. dasyclados* Wimm. × *S. viminalis* L.). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001.

***S. triandra* L. × *S. myrsinifolia* Salisb. — Татарстан: Куйбышевский р-н, лугово-лесной остров Куйбышевского водохранилища у д. Ржавец, 2 VII 1988; Куйбышевское водохранилище, остров у пос. Васильево, возвышенный участок, 24 VI 1990; Чувашия, Куйбышевское водохранилище, о-в Сидельниковский верхний, 24 VI 1989.

***Salix* × *undulata* Ehrh. (*S. alba* L. × *S. triandra* L.). — Чувашия, г. Васильсурск, Чебоксарское водохранилище, правый берег, по урезу воды, 28 IX 2001; Татарстан, Куйбышевское водохранилище, остров у с. Лаишево, по урезу воды, 21 IX 2001.

***Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk. × *S. erectum* L. — Нижегородская обл., Чебоксарское водохранилище, о-в Татинский напротив пос. Работки, сырая песчаная отмель, 29 IX 2001.

***Thymus marschallianus* Willd. × *T. serpyllum* L. — Татарстан, Сармановский р-н, с. Муртыш-Тамак, склон западной экспозиции, 10 VII 1990. О наличии такого гибрида указывает Ю. Л. Меницкий (1978).

Typha × *glauca* Gord. (*Typha angustifolia* L. × *T. latifolia* L.). — Татарстан, Лениногорский р-н, пруд на притоке р. Кичуй ниже с. Кузайкино, 11 VII 1990. Ранее в республике данный гибрид был известен по сборам с р. Шешмы и оз. Игим (Папченков, 1993).

***Veronica poljensis* Murb. × *V. anagallis-aquatica* L. — Татарстан: Куйбышевское водохранилище, залив у Болгар, 25 VI 1982, В. Артеменко; Буинский р-н, в пойме р. Свияги у с. Черки-Гришино, 4 VII 1970.

***Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz × *X. strumarium* L. — Татарстан, Лаишевский р-н, Куйбышевское водохранилище, сухая щебнистая отмель под меловым обрывом, 21 IX 2001; Самарская обл., г. Тольятти, берег Куйбышевского водохранилища, песок, 24 IX 2001.

Благодарности

Благодарю Д. В. Гельтмана за просмотр материалов по роду *Euphorbia* L. и консультации при определении этой группы растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48062).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосуднстые растеиия флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 147 с.

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Борисова М. А., Гарин Э. В., Папченков В. Г. Флористические находки на транспортных путях Ярославской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 111—115.

Грабовская А. Е. (*Бородина А. Е.*). Род Щавель — *Rumex* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 101—119.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Кречетович В. И. Род осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 111—464.

Куваев В. Б., Шелгунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского. Опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизированной флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.

Марков М. В., Папченков В. Г., Ситников А. П. Новые и редкие виды флоры Татарии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 114—120.

Меницкий Ю. Л. Род тимьян — *Thymus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 191—204.

Мосякін С. Л. Рід *Bidens* L. (*Asteraceae*) у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 63—64.

Папченков В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.

Папченков В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидроботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидроботанике. Рыбинск, 2003. С. 82—91.

Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97—101.

Папченков В. Г., Козловская О. И. Флористические находки в Вологодской области // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 122—124.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

Протопопова В. В. Триба *Heliantheae* Cass. (incl. *Ambrosieae, Tageteae*) // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 25—52.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых видах европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1985. Т. 22. С. 266—277.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чернева О. В. Род лопух — *Arctium* L. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 215—216.

Шляков Р. Н. Род ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Dostál J. Seznam cévnatých rostlin květeny československé. Praha, 1982. 408 s.

Kennedy D., Brown I. R. The morphology of the hybrid *B. pendula* Roth × *B. pubescens* Ehrh. // Watsonia. 1983. Vol. 14. P. 329—336.

SUMMARY

The records of 81 hybrids of vascular plants found in the Middle Volga basin in the Republics of Marii El, Chuvashiya and Tatarstan, and the Samara, Ulyanovsk and Nizhniy Novgorod (south of the Oka River) Regions are cited. 31 genera are represented, among them *Salix* (24 hybrids), ***Persicaria*** (6), ***Carex*** (5), ***Bidens***, ***Chenopodium***, ***Corispermum*** (4 hybrids in each), ***Populus***, ***Rumex*** (3 hybrids in each), ***Agrostis***, ***Equisetum***, ***Euphorbia***, ***Galium***, ***Pilosella*** (2 hybrids in each), ***Arctium***, ***Betula***, ***Centaurea***, ***Epilobium***, ***Eragrostis***, ***Euphrasia***, ***Glechoma***, ***Lactuca***, ***Medicago***, ***Nuphar***, ***Nymphaea***, ***Polygonum***, ***Potamogeton***, ***Sparganium***, ***Thymus***, ***Typha***, ***Veronica***, ***Xanthium*** (1 hybrid in each).

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 069.51 : 582

© Л. Л. Рогаль, В. В. Федяева

ГЕРБАРИЙ ИМЕНИ И. В. НОВОПОКРОВСКОГО РОСТОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА (К 70-летию СО ДНЯ ОРГАНИЗАЦИИ)

L. L. ROGAL, V. V. FEDYAEVA. THE ROSTOV STATE UNIVERSITY HERBARIUM NAMED AFTER I. V. NOVOPOKROVSKY (ON THE 70TH ANNIVERSARY OF ITS FOUNDATION)

Ростовский государственный университет, биологический ф-т
344006 Ростов-на-Дону, ул. Большая Садовая, 105
Поступила 29.12.2006

Приведена краткая история формирования Гербария Ростовского гос. университета, дан обзор его структуры, рассмотрено современное состояние коллекций.

Ключевые слова: гербарий, Ростов-на-Дону.

Гербарий кафедры ботаники Ростовского государственного университета (RV) является старейшим и самым крупным вузовским гербарием на юге Европейской России. Он основан в 1936 г. профессорами И. В. Новопокровским, А. В. Флёровым и В. Н. Вершковским как Азово-Черноморский краевой гербарий при Биологическом НИИ Ростовского государственного университета (РГУ). Основу краевого гербария составляли сборы сотрудников Северо-Кавказского отделения Государственного института по изучению засушливых областей (ГИЗО, 1925—1930), позднее реорганизованного в Станцию агротехнической организации территории (САТОТ, 1931—1934). Сборами сотрудников этой организации была охвачена территория бывшего Северо-Кавказского края, т. е. Нижнего Дона и Северного Кавказа включая Дагестан. В краевой гербарий вошла также ценная коллекция В. С. Богдана с Нижней Волги и Северного Казахстана (25 тыс. гербарных листов) и дублеты, полученные от кафедры ботаники Краснодарского сельскохозяйственного института (И. С. Косенко, Северо-Западный Кавказ), Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР (Кавказ, Новороссийская провинция, в меньшей степени иные районы) и от А. А. Гроссгейма (Восточное Закавказье).

В 1940 г. краевой гербарий был передан кафедре морфологии и систематики высших растений РГУ, имевшей собственные гербарные фонды. Они включали небольшие коллекции Варшавского университета, привезенные при переводе последнего в Ростов-на-Дону в 1915 г., и сборы сотрудников кафедры, как в бытность его Донским университетом, так и после организации биолого-почвенного факультета РГУ в 1934 г. Наиболее ценными в гербарии кафедры были сборы известного степеведа К. М. Залесского (1898—1920 гг.).

Хранителем-куратором объединенного гербария с 1940 по 1943 г. был доцент кафедры А. В. Богдан, с 1945 по 1975 г. — доцент Д. К. Дугуян. После слияния кафедр морфологии и систематики высших и низших растений в 1965 г. он носит название Гербария кафедры ботаники Ростовского государственного университета. Под этим названием он зарегистрирован в «Index Herbariorum». С 1975 по 1982 г. куратор гербария отсутствовал, его хранителем являлась инженер Г. А. Ерзина. С 1982 г. хранителем гербария является Л. Л. Рогаль, куратором — доцент В. В. Федяева. В 1985 г. решением Совета университета гербарию присвоено имя профессора И. В. Новонокровского в знак признания его заслуг по организации гербария. В 1993 г. гербарий приобрел статус музея биолого-почвенного факультета РГУ.

В 1944 г. фонды гербария пополнились коллекциями, собранными сотрудниками кафедры в Киргизии, куда университет был эвакуирован по условиям военного времени. Существенным пополнением явились также сборы экспедиций кафедры по изучению флоры и растительности Нижнего Дона, проводимых в 1960-е годы под руководством Г. М. Зозулина. Ряд экспедиций по изучению флоры Ростовской области был предпринят также в 1988—1991 гг. В 2002 г. в дар гербарию были переданы коллекции «Лаборатории биоразнообразия и ООПТ» НИИ биологии РГУ. Активное пополнение гербария происходит также за счет сборов студентов и аспирантов кафедры ботаники, обмена с гербарием отдела природной флоры Ботанического сада РГУ. В 1980 г. в гербарии организован лихенологический отдел из сборов А. М. Волковой и студентов, главным образом из Ростовской обл. и Кавказа. В 1992 г. из неучтенных ранее старых и из новых сборов начато формирование коллекций мохообразных и патогенных микромицетов Ростовской обл.

Таким образом, за 70-летнюю историю своего существования гербарий кафедры ботаники РГУ сложился в крупное и разноплановое собрание, хорошо известное в ботаническом мире.

Общий объем фондов гербария кафедры ботаники включает свыше 350 000 гербарных листов сосудистых и пакетов споровых растений.

Фондовые научные коллекции дифференцированы на отделы, выделенные на основе районирования по географическому принципу и отчасти по таксономическому. Таких отделов 8: нижнедонской, кавказский, нижневолжский, калмыцкий, общий, бриологический, лихенологический и микологический.

Нижнедонской отдел гербария содержит сборы из бассейна Нижнего Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Это значительная по объему (около 100 тыс. листов) и научной значимости коллекция является наиболее полным собранием гербарных образцов для данной территории, не имеющим аналогов в других отечественных гербариях. Сборы в нижнедонском отделе гербария охватывают промежуток времени с 1881 г. по настоящее время. Здесь хранятся материалы К. М. Залесского из юго-западной и южной частей бывшей Области Войска Донского (начало XX в.), В. Н. Сарандинаки (1881 г.), В. А. Дубянского (1901 г.), Г. Якушева (1910 г.), О. Кояли, Г. Дузь, А. А. Приступы, Н. А. Збитковского, Э. Домбровской (1915—1918 гг.), И. В. Новопокровского, А. Ф. Флёрова, А. В. Богдана, О. А. Щепкиной (от начала XX в. до 1940 г.). Довоенные сборы проводились преимущественно на территории современной Ростовской обл. Они составляют около трети объема коллекции. Особую ценность им придают материалы из мест, в настоящее время необратимо трансформированных при хозяйственном освоении территории, например распаханных в первой половине XX в. степных массивов в южной половине Ростовской обл., территории современного г. Ростова-на-Дону, земель под Цимлянским водохранилищем и т. п.

В послевоенные годы произошло существенное расширение нижнедонского отдела гербария в ходе экспедиций, предпринятых для пополнения материалов по флоре степной части донского бассейна, легших в основу написания «Флоры Нижнего Дона» (1984, 1985). Наиболее значительные сборы приходятся на 1960-е годы. Основные коллекции поступили от Г. М. Зозулина (леса бассейна), Т. И. Абрамовой (меловые обнажения), В. П. Селедца (каменистые земли), Г. И. Степнина (Волгоградская обл., восточные районы Ростовской обл.). В 1980—1990-е гг. пополнение нижнедонского гербария осуществлялось при флористическом обследовании отдельных районов: север Ростовской обл., территория, прилегающая к Цимлянскому водохранилищу, устьевая часть Северского Донца, Северо-Восточное Приазовье, дельта Дона и др. Основные коллекции из названных районов получены от В. В. Федяевой и Л. Л. Рогаль, дополнение к ним составляют сборы студентов. В 2002 г. нижнедонской гербарий пополнился коллекцией О. Н. Деминой.

Кавказский отдел гербария сложился в основном за счет сборов, находившихся в Азово-Черноморском краевом гербарии. Наиболее крупными коллекторами являются И. В. Новопокровский, А. Н. Богданов, И. Т. Васильченко, В. Н. Вершковский, М. К. Гаретнина, Б. Н. Горбачев, А. Кружилин, К. И. Марусяк, А. Мушинский, С. С. Ненюков, А. П. Путилин, А. В. и В. А. Флёровы, О. И. Щепкииа, Д. К. Дугуян и др. В полученных дублетных материалах от Краснодарского сельскохозяйственного института и БИН АН СССР представлены сборы известных знатоков кавказской флоры И. С. Косенко, И. Я. Акинфиева, Н. А. и Е. А. Буш, Ю. Н. Воронова, В. П. Введенского, В. И. Липского, В. П. Малеева, А. А. Гроссгейма и др. В послевоенные годы из наиболее заметных поступлений заслуживает упоминания коллекция высокогорной флоры территории Кабардино-Балкарского заповедника (С. Х. Шхагапсоев), окрестностей Хосты (Н. Бан), среднего течения р. Белой (ряд коллекторов). Наибольшей полнотой отличаются сборы с территории Северо-Западного Кавказа, Восточного Предкавказья и Новороссийской флористической провинции.

Нижневолжский отдел гербария сформирован на основе ценного гербария В. С. Богдана, полученного в предвоенные годы. Последующие поступления в этот отдел носили эпизодический характер и крайне невелики по объему. Территориально сборы охватывают Самарскую, Саратовскую, Волгоградскую и Астраханскую области и отчасти прилегающие районы Северного Казахстана. В отделе хранятся сборы А. Беккера из Сарепты (эксикаты, полученные по обмену).

Калмыцкий отдел гербария сформирован в 1990 г. из сборов Г. И. Степнина, И. Ф. Кириченко и немногочисленных дополнений студентов.

Общий отдел объединяет 6 групп небольших коллекций: европейская часть России, Украина и Крым, Урал и Сибирь, Дальний Восток, Средняя Азия и Казахстан, зарубежные страны. Коллекционный фонд общего отдела гербария включает сборы сотрудников кафедры разных лет (И. В. Новопокровского, Г. Д. Пашкова, А. П. Балаш, А. А. Приступы, И. С. Пробатовой, Г. И. Степнина, В. В. Федяевой, А. В. Рогинского и др.). Наиболее крупными коллекциями общего гербария являются среднеазиатская, крымско-украинская и дальневосточная.

Бриологический отдел гербария находится в стадии становления. Коллекции собраны из двух источников: незначительных по объему старых кавказских сборов И. В. Новопокровского, А. В. Богдана и других, разрозненных сборов из Мурманской, Ленинградской областей, Белоруссии и прочих, хранившихся в общем гербарии, и целенаправленных сборов мохообразных в Ростовской обл., начатых в 1988 г. (сборы Л. А. Бабенко, В. В. Федяевой, Г. И. Лотник, В. А. Середы).

Лихенологический отдел гербария включает сборы из Ростовской обл., Кавказа, Урала, Кольского п-ова, Украины и Эстонии. Самой ценной частью коллекции являются материалы из Ростовской обл. (коллекторы А. М. Волкова, Т. А. Захватова и др.).

Весьма значительны по объему дублетные фонды, предназначенные для научного обмена с другими учреждениями ботанического профиля.

Фонды гербария использовались при написании ряда капитальных работ: «Флора СССР», «Флора европейской части СССР», «Флора Кавказа» А. А. Гроссгейма. В настоящее время материалы кавказского отдела гербария используются для подготовки «Критической флоры Кавказа». Коллекции нижнедонского отдела гербария легли в основу издания «Флоры Нижнего Дона (определитель)» (1984, 1985), использовались при написании «Красной книги Ростовской области» (2004), многих диссертационных и монографических работ. Давние и плодотворные связи поддерживаются с Гербарием БИН РАН (LE), Гербариями МГУ (MW), ГБС РАН (МНА), многими ботаническими учреждениями и кафедрами Северо-Кавказского региона, ботаниками Силезского университета (Польша).

Современное состояние гербария характеризуется рядом новых аспектов работы. Прежде всего, на планомерную основу поставлено пополнение гербарных фондов, преследующее цель адекватного отражения в них видового разнообразия флоры региона. Во-вторых, в целях оптимизации использования сконцентрированной в коллекционных фондах информации совместно с Вычислительным центром РГУ создается база данных «Гербарий».

Сведения о гербарии отражены в ряде публикаций. В хронологическом порядке это следующие:

Новопокровский И. В. Азово-Черноморский краевой гербарий при Биологическом научно-исследовательском институте Ростовского-на-Дону государственного университета // Советская ботаника. 1937. № 3. С. 110—115.

Васильченко И. Т., Васильева Л. И. Гербарии Советского Союза. Л., 1975. 60 с.

Федяева В. В. Гербарий кафедры ботаники Ростовского университета: состояние и перспективы развития // Коллекционный фонд фауны и флоры Северного Кавказа и проблемы его сохранения: Матер. Всероссийск. науч.-практ. конф. 23—24 апреля 1998 г. Ставрополь: СГУ, 1998. С. 62—63.

Абрамова Т. И. Коллекция меловой флоры в Гербарии Ростовского университета // Там же. С. 5—7.

Ишкова О. П. Коллекция редких и исчезающих видов в Гербарии Ростовского университета // Там же. С. 30—31.

Федяева В. В., Рогаль Л. Л. Гербарий им. И. В. Новопокровского Ростовского государственного университета // Биолого-почвенный факультет Ростовского государственного университета (1934—2004). Ростов-на-Дону, 2004. С. 94—99.

Федяева В. В., Рогаль Л. Л. Современное состояние и перспективы развития гербария им. И. В. Новопокровского Ростовского государственного университета // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Матер. III Междунар. науч. конф., посвященной 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета. Томск, 16—18 ноября 2005 г. Томск, 2005. С. 39—40.

SUMMARY

The most important milestones of the history of The Rostov State University Herbarium are described; its principal collections and main collectors are enumerated.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 6)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

Oxytropis DC. sect. Verticillates (DC.) M. Pop. subscect. Gobicola (Bunge) Malysch. comb. et stat. nov. 799
Comarum palustre L. var. glutinosum (Gunnarss.) Tzvel. comb. et stat. nov. 897
Comarum palustre L. var. ambifaria (Gunnarss.) Tzvel. comb. et stat. nov. 897
Comarum palustre L. subsp. angustifolium (Raf.) Tzvel. comb. et stat. nov. 897
Comarum palustre L. subsp. *angustifolium* (Raf.) Tzvel. **var. albidum** Tzvel. **var. nov.** 897
Comarum palustre L. subsp. arcticum (Gand.) Tzvel. comb. et stat. nov. 898
Sivadasania Mohanan et Pimenov **gen. nov.** 901
Sivadasania josephiana (Wadhwa et Chondhery) Mohanan et Pimenov comb. nov. 902
Astragalus astrachanicus Sytin et Laktionov **sp. nov.** 906
Astragalus baerii Sytin et Laktionov **sp. nov.** 908
Semenovia alaica Lazkov **sp. nov.** 913

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 6)

Page

COMMUNICATIONS

Malyshev L. I. Phenetics in the section *Verticillares* of the genus *Oxytropis* (*Fabaceae*) 793
Smagin V. A. The order Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. in the bogs of European Russia . . . 807
Vasilevich V. I., Bibikova T. I. Fine bent grass, dog's-tail grass and quake grass meadows in the North-Western European Russia . . . 840
Maximova O. V. The review of investigations on dwarf and benthopleustonic fucoid algae (*Fucales*, *Phaeophyceae*) . . . 858
Velisevich S. N. On the longevity of *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) . . . 877
Kopytova L. D., Oskolkov V. A., Yan'kova L. S., Suvorova G. G. Some peculiarities of water regime of woody and herbaceous plants in Cisbaikalia . . . 884

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Tzvelev N. N. On the genus *Comarum* (*Rosaceae*) . . . 894
Mohanan N., Pimenov M. G. *Sivadasania*, a new genus of *Apiaceae* from Peninsular India 900
Sytin A. K., Laktionov A. P. Notes on *Astragalus* (*Fabaceae*) from the Astrakhan Region 905
Lazkov G. A. A new species of the genus *Semenovia* (*Umbelliferae*) from Kirghizia . . 912
Alexeeva N. B., Mironova L. N. Notes critical about some species of the genus *Iris* (*Iridaceae*) in Sibiria and Far East of Russia . . . 916
Iljinskaja I. A. Fossil leaf of *Artocarpus* (*Moraceae*) from the Upper Eocene of the Zaisan Depression (Eastern Kasakhstan) . . . 926

FLORISTIC RECORDS

Papchenkov V. G. Rare and new hybrid plants in the Middle Volga basin . . . 929

COLLECTIONS

Rogal L. L., Fedyaeva V. V. The Rostov State University Herbarium named after I. V. Novopokrovsky (on the 70th anniversary of its foundation) . . . 938
Index of new plant names . . . 942

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 6)

Стр.

СООБЩЕНИЯ

Малышев Л. И. Фенетика в секции *Verticillares* рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) 793
Смагин В. А. Порядок Sphagnetalia magellanici Kästn. et Flöss. на болотах европейской части России 807
Василевич В. И., Бибикова Т. В. Полевицевые, гребенниковые и трясунковые луга Северо-Запада Европейской России 840
Максимова О. В. Обзор исследований карликовых и бентоплейстонных фукусовых (*Fucales*, *Phaeophyceae*) 858
Велисевич С. Н. О продолжительности жизни *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 877
Копытова Л. Д., Осколков В. А., Янькова Л. С., Суворова Г. Г. Некоторые особенности водного режима древесных и травянистых видов в Прибайкалье . . . 884

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Цвелёв Н. Н. О роде сабельник (*Comarum*, *Rosaceae*) 894
Моханан Н., Пименов М. Г. *Sivadasania* — новый род *Apiaceae* из Южной Индии 900
Сытин А. К., Лактионов А. П. Заметки об астрагалах (*Astragalus*, *Fabaceae*) Астраханской области 905
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Semenovia* (*Umbelliferae*) из Киргизии 912
Алексеева Н. Б., Миронова Л. Н. Критические заметки о некоторых видах рода *Iris* (*Iridaceae*) в Сибири и на Дальнем Востоке России 916
Ильинская И. А. Ископаемый лист *Artocarpus* (*Moraceae*) из верхнего эоцена Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) 926

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Папченков В. Г. Редкие и новые гибридные растения в Среднем Поволжье 929

КОЛЛЕКЦИИ

Рогаль Л. Л., Федяева В. В. Гербарий имени И. В. Новопокровского Ростовского государственного университета (к 70-летию со дня организации) 938
Указатель новых названий растений 942

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Со второй половины 2007 года рассылка корректур авторам «Ботанического журнала» будет осуществляться электронной почтой по указанным в статьях электронным адресам авторов.

После просмотра корректуры автору следует незамедлительно по электронной почте направить в редакцию полный перечень опечаток и пропусков с указанием страниц и строк, на которых они обнаружены.

Отправка в канестве исправленной корректуры полного текста статьи с внесенными в него исправлениями недопустима.

Электронный адрес для отправки исправленных корректур в издательство periodika@nauka.nw.ru